

LA CONCHA DE LOS MOLUSCOS Y SU RELACION CON EL ANIMAL Y CON EL MEDIO

MOLLUSCAN'S SHELL AND ITS RELATIONSHIP WITH THE ANIMAL AND ENVIRONMENT

Miquel De Renzi*

Palabras Clave: Moluscos, concha, Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda, morfología construccional, paleontología, morfogénesis, formación de patrones, modelización, aptación, adaptación, exaptación, teoría evolutiva.

Key Words: Molluscs, shell, Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda, constructional morphology, paleontology, morphogenesis, pattern formation, modeling, aptation, adaptation, exaptation, evolutionary theory

RESUMEN

La concha de los Moluscos proporciona una importante cantidad de información tanto taxonómica como adaptativa. Sin embargo, su morfogénesis es algo que ha sido negligido por los neontólogos; es uno de los aspectos del desarrollo y éste, como tal, presenta constricciones que limitan el potencial adaptativo de cualquier estructura biológica: la concha, en este caso. Esta forma de ver las cosas está de acuerdo con la metodología conocida como morfología construccional, adoptada por numerosos paleontólogos con muy buenos resultados. Los materiales de la concha y el proceso de acreción condicionan su forma final y las relaciones del animal con la misma. Muchos aspectos de la forma de la concha son producto de la del manto subyacente, que se comporta como una estructura hinchada por un fluido (*pneu*). Se sugiere, sin embargo, que ciertos tipos de ornamentación pueden tener explicaciones alternativas; también se aportan algunas ideas acerca del proceso de regeneración de la concha, cuya morfogénesis, a través del mismo, parece estar fuertemente canalizada. Asimismo, se avanza una modificación del modelo de Raup, que introduce la posibilidad de crecimiento alométrico como algo común. El trabajo trata el tema de la modelización de diversos aspectos de la concha de los moluscos. Al final, se da una visión de los aspectos adaptativos de la concha de los bivalvos, gasterópodos y cefalópodos.

ABSTRACT

The shell of molluscs supplies an important amount of taxonomic and adaptive information. However, its morphogenesis is a feature neglected in neontological studies; this is a handicap in order to understand the taxonomic and adaptive value of shell characters. Morphogenesis is a developmental process; development has constraints and they limit adaptive potential. Such a conception is linked to constructional morphology, an approach to morphologic analysis that has been mainly adopted by paleontolo-

* Departament de Geologia. Facultat de Ciències Biològiques de la Universitat de València. C/ Dr. Moliner, 50. Burjassot, 46100 València.

gists with fruitful results. The mollusc shell is constructed by an accretionary process with conchioline, aragonite and/or calcite. This shell can be straight or coiled, but accretion and shell materials pose strong conditions to the final form as well as to the relationship between the animal and the shell. Actual theories consider the mantle as a *pneu* and patterns of shell sculpture are seen as a consequence of this character; nevertheless, I suggest that some sculpture patterns may be produced by local dilatation of mantle cells, like vertebrate placodes. Regeneration is also considered; in some cases, a part of the shell and mantle can be removed by predator injury. Then, older differentiated parts of mantle come to the broken shell border and produce a new shell according to the pattern recorded in this sector of epithelium. Modeling is an interesting procedure to investigate both morphogenesis and adaptive features of molluscs shells. I expose a short revision about theoretical morphology of coiled shells and modeling of pattern formation. A modification of the classical Raup model of coiled shells regarding allometry is proposed. A last section is devoted to the adaptive factor; I consider some adaptive features in Bivalvia, Gastropoda and Cephalopoda.

INTRODUCCION

Una de las fuentes básicas para acceder a la comprensión de los Moluscos es su concha; ella ha sido el elemento fundamental de la taxonomía malacológica, ya que la gran mayoría de miembros del fílum la poseen, aunque existen algunas excepciones, como puede ser el caso del pulpo y el de los Aplacophora. Cierto que atualmente se atiende también a los tejidos, órganos y aparatos del animal que la segrega, pero las correlaciones orgánicas entre la concha y el organismo son lo suficientemente importantes en general —salvo casos como el de los Pulmonata— como para suministrar los datos suficientes en la identificación de las especies. La posesión de una concha que permite, en multitud de ocasiones, una identificación taxonómica precisa, es muy importante para establecer la historia del grupo con detalle; es decir, a partir de sus fósiles.

Sin embargo, la concha de los Moluscos tiende a reflejar en su geometría y en sus estructuras las funciones que realiza para el animal, ya que forma y función están estrechamente relacionadas. La comprensión de la concha de los Moluscos es capital para conocer la historia del grupo desde el punto de vista de sus adaptaciones (por lo menos, aquéllas relacionadas con la concha) y, por tanto, de su paleoautoecología. En los Bivalvos, de unos años acá, se ha acumulado abundante información acerca del significado funcional de los diversos aspectos de sus conchas, y dicha información procede del campo de los paleontólogos (STAN-

LEY, 1988). Los Cefalópodos han producido recientemente una buena masa de literatura, sobre todo a fin de poder comprender ese grupo extinto tan diversificado en los mares, desde el Devónico hasta el final del Cretácico, que fueron los ammonites. Con los Gasterópodos, en cambio, estamos en los albores de su comprensión funcional, ya que muchas de las características de sus conchas no están directamente relacionadas con el sustrato, como sí es el caso de los Bivalvos (STANLEY, *op.cit.*).

Ahora bien, la concha de los Moluscos constituye una buena ocasión para ejemplificar que no todos los rasgos morfológicos son necesariamente adaptativos ni que tampoco existe una maleabilidad morfológica infinita que, por selección natural, pueda ser guiada, en cada caso, hacia los óptimos adaptativos; esto quiere decir que la concha de los Moluscos, como cualquier otra estructura integrada en un organismo, está sometida a constricciones históricas, de las cuales, las impuestas por el desarrollo representan un caso particular. Ello nos lleva a ver la concha como el resultado de un proceso morfogenético; algunas de las características de aquélla pueden ayudarnos a inferirlo; en el caso de muchos Moluscos extinguidos, de cuya existencia solamente tenemos evidencia por sus fósiles, dichos rasgos son la única guía que poseemos para interpretar la morfogénesis de la concha.

Lo que acabamos de decir equivale a pasar de una concepción estrictamente funcional de la forma, a la caracterizada por el paleontólogo alemán

Adolph SEILACHER (1970) bajo el nombre de *Morfología construccional*. El tema a tratar en este trabajo va a ser, pues, la relación de la concha con el animal y los mecanismos morfogénéticos generales que la originan; una vez establecido esto, pasaremos a interpretar qué papel realiza para el animal desde un punto de vista de sus relaciones con el medio. Si consigo con ello que el campo de la sistemática de los Moluscos avance hacia algo más que un mero etiquetado y que aquellos malacólogos que atienden básicamente a la concha, se interesen, como biólogos que son, por la ciencia de la forma y la teoría evolutiva, creo que habré conseguido lo que con ello me proponía.

RESULTADOS Y DISCUSION

El problema de la adaptación

Una primera cuestión a tratar en este contexto es la siguiente: ¿Qué es la adaptación?. Recientemente han habido numerosas discusiones al respecto (cf. KRIMBAS, 1984). En otra parte apunté (DE RENZI, 1989) que una adaptación morfológica es la relación que existe entre una estructura morfológica concreta —espinas, forma alargada, etc.— y una característica determinada del ambiente. Las adaptaciones son el resultado de la acción de la selección natural sobre las características morfológicas variables y hereditarias de los organismos en las poblaciones. Por ejemplo, un bivalvo cuya concha posea una forma alargada y estrecha tenderá a deslizarse suavemente a través de la arena o el barro, cosa que no le resultará fácil en absoluto a un bivalvo de concha globosa; la estructura habría que calificarla de *adaptativa* si tal carácter presenta variación hereditaria. En virtud de tal relación, el modo de actuar de una estructura adaptativa dará lugar al cumplimiento de la función.

Es obvio que tal relación le proporciona al organismo ventajas: hay estructuras cuya función tiene que ver con la nutrición, con el camuflaje, etc. Si analizamos qué hay en común en una correcta ejecución de dichas funciones, llegaremos a la conclusión que ello permite, en general, que el organismo sobreviva. Por esto mismo, se dice que la adaptación contribuye a la eficacia biológica; sin embargo, decir que eficacia biológica es sinónimo de adaptación, como ha defendido

KRIMBAS (1984), no es cierto. No obstante, el concepto de adaptación es un caso particular de otro más amplio: el de *aptación*, que incluye también otros aspectos cuyo *efecto*-función, no favorece de un modo u otro al organismo, pero que no son producidos por acción de la selección natural; son los conocidos bajo el nombre de *exaptaciones*, que más adelante tendremos ocasión de ejemplificar con los Moluscos. Los que estén interesados en estos conceptos de morfología evolutiva, pueden consultar el trabajo en que fueron acuñados (GOULD & VRBA, 1982) y, también, cf. DE RENZI (1986, apartado 2.3) y DE RENZI (1989, apartados 2.2 y 2.3).

Hasta aquí, el planteamiento efectuado no ha afirmado ni una infinita variabilidad morfológica ni tampoco la necesidad de que cualquier rasgo morfológico haya de ser adaptativo; la morfología es una de las categorías del fenotipo, como pueden serlo las características bioquímicas o el comportamiento; por lo tanto, es interesante que hagamos una breve incursión en este terreno.

El fenotipo, los genes y los procesos morfogénéticos

El fenotipo está parcialmente regido por los genes; sin embargo, aunque estos son necesarios para su producción, no son suficientes para dar razón de la misma y se dice que nos movemos en un terreno de acciones epigenéticas, que es lo que constituye el desarrollo. El desarrollo de un rasgo fenotípico está sometido a la acción de dos grupos de factores: *internos* (los componentes genéticos asociados, entre otros) y *externos* (el ambiente).

Ambos grupos de factores, al variar entre ciertas condiciones límite, pueden dar como resultado una variabilidad fenotípica continua que, en el caso de factores internos de carácter genético, será hereditaria. Este último caso es el más interesante desde el punto de vista neodarwinista estricto, ya que asegura la presencia de grupos de organismos con rasgos fenotípicos de variabilidad continua y transmisible hereditariamente. Esto representaría el escenario ideal de acción del proceso de selección natural, dirigiendo la población hacia estructuras cada vez más adaptativas; sin embargo, como ya se dijo más arriba, hay unas condiciones límite, de las cuales existe evidencia empírica (cf. AL-

BERCH, 1980), por las que la variabilidad fenotípica queda restringida, aunque la variabilidad genética pueda ir acumulándose de manera continuada.

Hay otro tipo de variabilidad, que tendremos ocasión de tratar más adelante —las esculturas y patrones de color divaricados en Moluscos— producida por variaciones en el sistema epigenético, que sin embargo sus portadores no transmiten, en forma de factores hereditarios, a su descendencia; estos casos pueden tener que ver con las exaptaciones antes mencionadas —si dan lugar a efectos— y, desde luego, no se trata de respuestas ecofenotípicas, sino de fenómenos causados por sensibilidad a las variaciones de las condiciones iniciales en el proceso de desarrollo del rasgo o rasgos fenotípicos, cuestiones que entran ya en el contexto más general de la *teoría del caos* (cf. SEILACHER, *in litt.*); esto quiere decir que si el proceso morfogénico se expresa mediante una ecuación diferencial o un sistema de ecuaciones diferenciales, pequeños cambios en las condiciones iniciales conducirán a resultados impredecibles. Es obvio que si tales exaptaciones son variables y proporcionan a sus portadores efectos diferenciales, los más ventajosos tenderán a ser *triados* hasta la edad reproductora, pero ello no implicará ningún tipo de segregación diferencial de variantes de una generación a otra, ya que *cualquiera* de los organismos está en condiciones de volver a repetir tal fenotipo. Por otra parte, la adaptación se consigue por el uso *a posteriori* de una estructura y la selección de la variabilidad hereditaria inherente a la variación fenotípica de la misma.

Si bien hemos hablado hasta ahora de variación fenotípica continua y con base hereditaria dentro de ciertas condiciones límite, ¿qué ocurre cuando se traspasan dichas fronteras?. Los factores genéticos se acumulan de un modo continuo; sin embargo, los resultados fenotípicos serán discontinuos. El sistema en desarrollo es un sistema físico-químico con fuertes interacciones cibernéticas; la teoría de sistemas prevé un número discreto de estados finales estables, separados por discontinuidades; esto es lo que ya puso en evidencia WADDINGTON (1957) —en la época premolecular— y recientemente ALBERCH (1982). Por los mismos motivos, un cambio ambiental puede llevar a respuestas fenotípicas discontinuas, que pueden coincidir con los efectos de ciertas mutaciones (fenocopias).

La concha de los Moluscos: morfogénesis y materiales

La concha de un Molusco no es un tejido vivo en el sentido en que lo puede ser otra estructura animal mineralizada, como es el hueso; en su interior, pues, no hay células especializadas ni riego de fluido hemático. La concha, no obstante, es segregada por un epitelio, el manto, y su construcción constituye un típico proceso de desarrollo, que suele comportar diferenciaciones estructurales y aumento de tamaño con pocas reabsorciones.

Estamos, pues, ante un típico proceso morfogénico; un proceso de este tipo tiene leyes internas que lo constriñen; es decir, existen interacciones materiales que obedecen a leyes físicas y químicas, y ello impone restricciones a los fenómenos de diferenciación celular en el tejido secretor, que incide directamente en el proceso de biomineralización, responsable de la producción de la concha, y en las características espaciales de aquélla. Esto último merece un comentario: como tendremos ocasión de ver, las conchas presentan geometrías exquisitas, que más de una vez han hecho concebir los animales como arquitectos; obviamente, esto no es así; es, simplemente, que las interacciones materiales se traducen en estructuras geométricas, y la física presenta multitud de ejemplos simplísimos: el que más, el arco parabólico perfecto que describe una piedra arrojada en una dirección que forme un ángulo distinto de 90° respecto de la horizontal. Es decir, lo único que hay es una disposición inicial que desencadena el proceso a través de algunas vías de preferencia o paso obligado a causa de las leyes físico-químicas.

El proceso de mineralización de la concha de un Molusco es extracelular, a diferencia de las placas del caparazón de un Equinodermo, cuya formación es intracelular (ver figuras 1A y 1C). Los minerales se disponen en unidades cristalinas muy pequeñas, cuya resolución neta sólo se suele conseguir mediante el microscopio electrónico de barrido. Tales minerales son dos polimorfos del carbonato cálcico: aragonito y/o calcita de bajo contenido en magnesio. En los Bivalvos pueden haber conchas formadas por una sola de estas dos especies minerales, o bien, conchas bimineralicas. Las conchas de los Gasterópodos son o aragoníticas o bimineralicas, pero nunca calcíticas. Por

último, en los Cefalópodos, lo normal es que sean aragoníticas; hay formas raras constituidas exclusivamente por calcita magnesia. No obstante, los cristales minerales están trabados por una ma-

triz orgánica de conquiolina, que es un material proteico, a diferencia de la quitina, que es un hidrato de carbono.

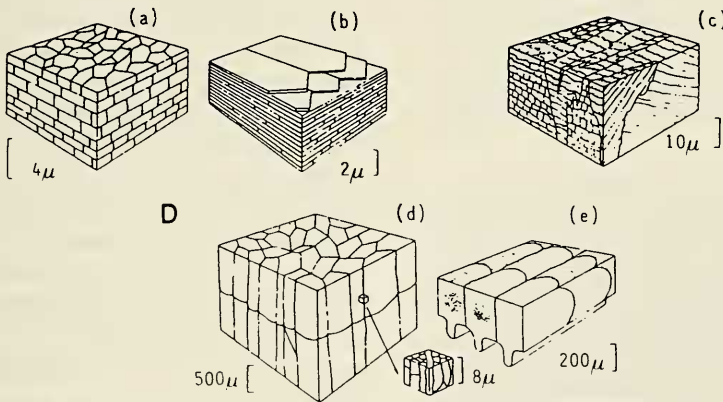
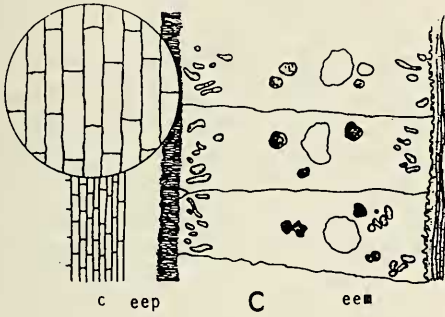
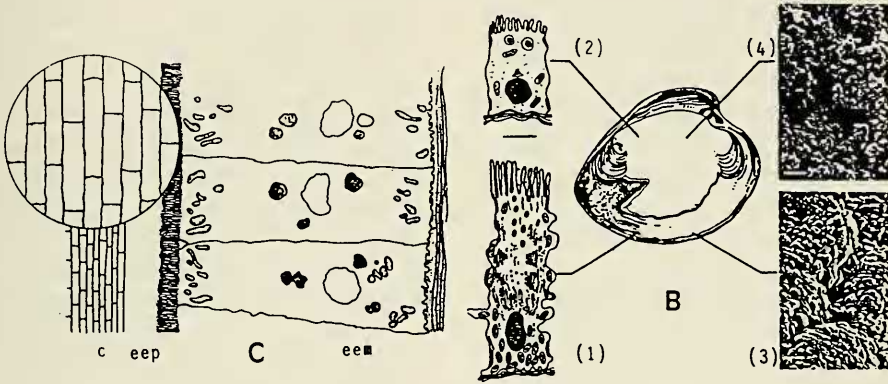
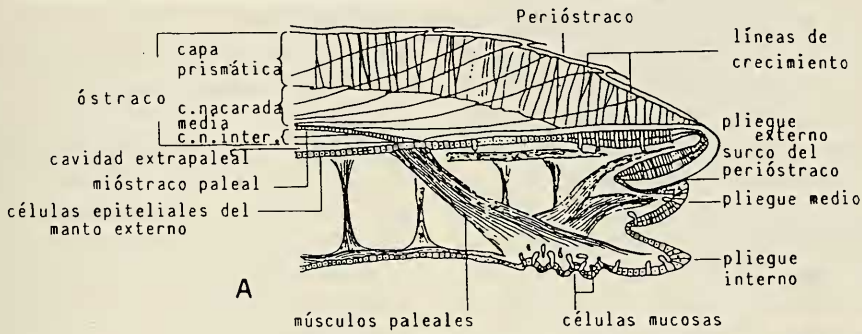


Fig. 1. A. Esquema de las relaciones entre manto, concha y perióstraco en la región marginal del bivalvo *Anodonta*, según TAYLOR, KENNEDY y HALL in POJETA *et al.* (1987). B. Tipos de células paleales y características microestructurales de la concha en relación con ellas en *Mercenaria mercenaria*; el tipo (1) está en la zona marginal, mientras que el (2) es propio de la zona central, ambas separadas por la línea paleal; obsérvese que la micrografía electrónica (3) presenta un aspecto más ordenado que la (4) (de CRENSHAW, 1980). C. El manto como secretor de la concha; c, concha; eep, cavidad extrapaleal, eem, epitelio externo del manto (de CRENSHAW, 1980). D. Algunas microestructuras de las conchas de los moluscos: a) nácar; b) foliar; c) lamelar cruzada; d) prismática y e) prismática esferulítica; a), c), d) y e) son propias del filum (de ALEXANDER, 1990).

Los materiales mineral y orgánico forman una trama o arquitectura, altamente ordenada, en general, que constituye lo que denominamos la *microestructura* de la pared de la concha; todo lo dicho parece sugerir una multitud de nuevas interacciones de carácter físico-químico, junto con las celulares antes mencionadas. Veamos algunas ideas actuales al respecto. De acuerdo con CRENSHAW (1980), la concha actúa como reserva alcalina (algo parecido ocurrió, en principio, con el esqueleto de los vertebrados, que funcionaba como reserva de ión fosfato y, de acuerdo con GOULD & VRBA (1982), el mecanismo metabólico para producir tejido óseo se habría de interpretar como una adaptación para el sostén inicialmente, y lo mismo cabría decir de la concha de los moluscos como estructura protectora; la evolución posterior convirtió ambos tipos de estructuras esqueléticas en verdaderas adaptaciones, tanto para el sostén como para la protección), que se disuelve en los periodos de producción ácida anaeróbica de los animales, cosa esta última que podría explicar la formación de líneas de crecimiento (figura 1A). Según CRENSHAW (*op. cit.*), existiría una transferencia de material a la superficie de la concha en crecimiento; como tendremos ocasión de ver inmediatamente, el crecimiento tiene lugar por acreción; es decir, deposición de materia mineral y orgánica sobre determinadas superficies de la concha anteriormente formada; en concreto, en la periferia de la misma; una vez han sido transferidos dichos materiales, cristales minerales y matriz orgánica tienden a disponerse en una estructura altamente organizada.

Aquí hay que decir que la transferencia de material a la concha en crecimiento se efectúa a través del fluido extrapaleal (figura 1C); éste ocupa el espacio limitado por el epitelio externo del manto y la superficie interna de la concha; en animales acuáticos, el agua del medio puede acceder directamente a este dominio; ahora bien, el periostraco actúa como una barrera hidrófoba que impide el intercambio sin trabas del agua, sobre todo en aquellos casos en que el periostraco está completo a partir del surco periostracal (figura 1A) (datos de HUNT y GREGOIRE en CRENSHAW, 1980). Se han postulado diversos procesos a fin de explicar la formación de los carbonatos cristalinos (ver DE RENZI (1981) para una revisión anterior); CRENSHAW (*op. cit.*) señala la posible acción de la anhi-

drasa carbónica para decantar el equilibrio en el fluido extrapaleal hacia la deposición de una fase de carbonato cálcico en uno de sus polimorfos. Ello parece basarse en que los inhibidores de la anhidrasa carbónica tienden, a su vez, a inhibir la calcificación.

La formación de cristales minerales se inicia con el proceso de nucleación cristalina, y de acuerdo con CRENSHAW, toda teoría de la formación de la concha en los Moluscos ha de dar razón de cómo se produce el proceso de nucleación, de la determinación del polimorfo depositado, el control de la orientación de los cristales y la dirección del crecimiento cristalino. Para unos, la matriz es importante como base de nucleación cristalina, ya que actuaría como sustrato activo del mismo por vía epitaxial (*cf.* DE RENZI, 1981); para otros, existirían compartimentos vacíos de matriz orgánica, que serían los responsables de la regulación del crecimiento cristalino. No obstante, para su momento, CRENSHAW (1980) afirmaba que ninguna de las dos hipótesis presentaba suficientes especificaciones como para poder plantear experiencias en orden a su verificación.

Por otra parte, en la concha existen dos tipos de matriz orgánica: la insoluble y la soluble; la primera tiene que ver más con las propiedades mecánicas de la concha que con la biomineralización. Sin embargo, la matriz soluble —que constituye una parte importante de la matriz orgánica— contiene moléculas que tienden a retener el ión Ca^{2+} ; según esto, la frecuencia y distribución de los grupos β -carboxilo darían las distancias entre los átomos de calcio propias de las celdas fundamentales de la calcita y del aragonito. Un último aspecto interesante a tener en cuenta es que los Moluscos presentan varios tipos microestructurales y algunos de ellos son exclusivos de los mismos; así, el entrecruzado o el nácar (figura 1D); un buen resumen de los tipos microestructurales de los Moluscos se puede encontrar en CARTER (1980) y en WATABE (1988).

La segunda parte del proceso morfogénico es cómo se expande esta pared espacialmente. Anteriormente hablamos del proceso de acreción; esto determina la formación de sucesivos incrementos que la hacen crecer en extensión y, en general, en grosor. CRENSHAW (1980), basándose en evidencias empíricas de otros autores, distingue entre dos tipos de células del manto (figura 1B); las más

periféricas, prismático alargadas, con muchas mitocondrias y retículo endoplasmático y aparato de Golgi bien diferenciados (figura 1B(1)), y las de la parte más central del manto, que pueden estar separadas o no de las primeras por una línea de fijación de aquél a la concha (la línea paleal de los bivalvos, por ejemplo), cuboidales, con menor número de mitocondrias, así como retículo endoplasmático y, sobre todo, aparato de Golgi, muy poco desarrollados (figura 1B(2)). Ello muestra una importante diferencia metabólica, cuya actividad es mayor en la zona marginal del manto, sobre todo en lo que se refiere a la respiración endógena. Las células centrales y marginales son responsables del crecimiento en grosor, pero la naturaleza de la disposición microestructural será diferente según sean unas u otras (figuras 1B(3) y 1B(4), respectivamente).

La acreción va formando, en cada caso, un cono recto o enrollado, único (conchas univalvas) o doble (conchas bivalvas). El cono crece ampliando progresivamente su base y forrando su interior con capas sucesivas; la acreción se reconoce por las líneas de crecimiento. El origen del cono hay que buscarlo en una línea cerrada inicial, que es el límite de la concha embrionaria; ésta sería un fino casquete de material carbonático-orgánico; este casquete sería revestido por nuevas capas de material conchífero que, a su vez, sobresaldrían por los bordes, avanzando más allá de la línea cerrada inicial; de este modo, la concha embrionaria se iría engrosando y alargando, aunque al pasar a la fase de teleoconcha pudieran haber discontinuidades y se iniciara otra vez el proceso. Esto implica que podemos conocer la historia entera del desarrollo de la concha, ya que aunque existan fenómenos de disolución de pequeñas cantidades de carbonato (CRENSHAW, 1980), una gran parte del proceso queda registrada en ella.

Morfología construccional

Una moderna versión de la morfología construccional puede hallarse en SEILACHER (*in litt.*), que considera los tres factores ya clásicos: histórico-filogenético, adaptativo y fabricacional —este último incluye la forma material de ejecutar los diseños básicos establecidos históricamente—, junto a un cuarto que constituiría lo que él denomina el *ambiente efectivo*, considerado como el

conjunto de factores ambientales que, para un grupo particular de organismos y sus transformaciones ontogenéticas y evolutivas, han sido reconocidos e identificados como relevantes; incluiría aspectos físicos y biológicos. En cuanto al factor histórico, deseo hacer un breve comentario: RAUP (1972) introducía, junto a los tres factores iniciales de SEILACHER (1970), un *factor aleatorio*; en él incluía los aspectos de azar inherentes a la filogenia, sobre todo el hecho de alcanzar un determinado pico adaptativo; es obvio, a la luz de las actuales discusiones, que si tales componentes estocásticos van ligados a la filogenia, forman parte del factor histórico-filogenético y, como tales, serán fuente de constricciones sobre la forma y la adaptación.

SEILACHER (*in litt.*) ha propuesto cambiar su ya firmemente instaurada expresión “morfología construccional” por la de *morfodinámica* (“*morphodynamics*”); sin embargo, y dado el grado de extensión del término antiguo en diversos artículos importantes, así como también en tratados ya clásicos y de amplia difusión, he decidido seguir haciendo uso del mismo. Esta concepción posee un eminente carácter internalista —el organismo se construye a través de leyes propias—, pero que nada tiene que ver con aspectos místicos que antes se habían asociado a este modo de ver las cosas, sino que más bien confluye con las posturas más recientes que se sostienen en el contexto de la Biología del desarrollo (*cf.* ALBERCH, 1980, 1982).

Factor histórico-filogenético y factor fabricacional

En los Moluscos, uno de los determinantes históricos se refiere al modo de formarse la concha: como tuvimos ocasión de ver en el apartado anterior, ésta se forma por acreciones sucesivas de material que da lugar a un cono recto o enrollado, lo cual viene determinado históricamente; también históricamente, el material que integra una concha lo hallamos organizado según unas pocas microestructuras, que probablemente son consecuencia de ciertas disposiciones espaciales de las matrices orgánicas (el que haya sólo un pequeño conjunto de tipos de microestructuras esqueléticas, en general, puede ser debido a limitaciones físico-químicas impuestas por las interacciones entre la materia mineral y las matrices protéicas) y,

en parte, de aspectos aleatorios de la filogenia, como comentaré en seguida.

KOBAYASHI *in* WATABE (1988), han visto una asociación generalizada entre las microestructuras y los taxones superiores de Bivalvia y Gastropoda (tabla I). Aquí cabría mencionar los aspectos aleatorios que acabo de citar en el párrafo anterior: en las diversas rutas que tomó la diversificación de los Moluscos a partir del ancestro inicial, los procesos de especiación, de naturaleza estrictamente aleatoria en cualquier caso, que darían origen a cada uno de los antepasados basales de los diferentes subclados del fílum (Bivalvos, Gasterópodos,

etc.), incorporarían alazar y, posteriormente, transmitirían a todos los descendientes, dentro del subclado correspondiente, los genes que regirían ciertos tipos concretos de matrices proteicas, condicionantes de microestructuras determinadas; se podría pensar que diversos mutantes de un mismo gen o genes condujeran a un mismo resultado microestructural; la determinación histórica, pues, se referiría a grupos de alelos de un mismo gen o genes. Sería, pues, uno de los aspectos aleatorios asociados al factor histórico-filogenético comentados en el apartado anterior.

TABLA I. Asociaciones (según WATABE, 1988) entre microestructuras y taxones de bivalvos.

Grupo Nacarado	
Subgrupo nacarado compuesto	Palcotaxodonta
Subgrupo nacarado prismático	Pteriomorpha y Paleoheterodonta
Grupo Foliado	
Subgrupo foliado prismático	Pteriomorpha
Subgrupo foliado entrecruzado	Pteriomorpha
Grupo lamelar cruzado	
Varias combinaciones de estructuras fibrosa, entrecruzada, lamelar cruzado compleja, prismática compuesta y/o homogénea.	Arcoiday Heterodonta

Es obvio, pues, que las características microestructurales —ligadas a la historia del grupo y, por tanto, a la filogenia— serán buenos caracteres taxonómicos, ya que la restricción filogenética impone una limitación casi absoluta a la variabilidad y, por definición, el carácter en cuestión es propio de los miembros del grupo monofilético, que como tal constituye un taxón natural (para un tratamiento extenso de las relaciones entre Sistemática y Morfología en general, *cf.* DE RENZI, 1986a).

Otro aspecto importante ligado a la historia del grupo sería el carácter del manto como estructura

hinchable (estructuras *pneu*; *cf.* SAVAZZI, 1990; SEILACHER, *in litt.*) mediante un fluido, en este caso, agua; el manto está constituido por un doble epitelio: uno, externo, en contacto directo con el fluido extrapaleal, y otro interno; ambos se sueldan al periostraco en la abertura del cono; esto, si no hay otros agentes que obren en sentido contrario, da lugar a las típicas aberturas que observamos en muchos Moluscos. Esta sería, en el fondo, la verdadera causa de la forma de la mayoría de conchas. Sin embargo, ello comporta aspectos de pura inevitabilidad física y, por lo tanto, fabricacionales; es decir, una misma estructura podrá

producirse independientemente en grupos filogenéticamente poco relacionados. ¿Qué pruebas existen de que ello sea así?. La de la regeneración es muy esencial; así, en conchas dañadas en las que se ha desprendido un fragmento, se puede observar que la parte regenerada tiene un aspecto claramente abombado, que demuestra la existencia de un tejido secretor subyacente hinchado; según SAVAZZI (*op.cit.*), la escultura que observamos en la concha de muchos moluscos se debería a la hinchazón periódica de puntos del manto ya seleccionados.

Deseo aquí hacer algunos comentarios al respecto: la hipótesis parece funcionar bien en el caso de las fuertes varices de las conchas de *Epitonium scalare* (LINNÉ) (*cf. fig. 3F in SAVAZZI, 1990*) que, como indica el autor, están deformadas en aquellos puntos en donde se *adhieren* a la vuelta precedente y ello tiene lugar del modo que cabría esperar *para un globo inflado en forma de salchicha*. SEILACHER (1988) hace hincapié sobre un mecanismo semejante para dar razón acerca de la formación de lóbulos, así como de la formación de subdivisiones de estos o arrugas (“frilling”), en los septos de los ammonoideos; los septos son *pneus* mineralizados, con puntos de fijación del manto a la concha; las arrugas, precisamente, serían el efecto de añadir puntos de fijación secundarios siguiendo una jerarquía fractal (figuras 2A, 2B y 2C). Hay una alternativa a esta última explicación, de carácter totalmente físico; el mecanismo implicado es la producción de una estructura fractal en la frontera entre dos fluidos de viscosidad diferente (inestabilidad de SAFFMAN-TAYLOR), lo que implica considerar el manto, a efectos prácticos, como un material fluido en contacto con el líquido cameral (GARCIA-RUIZ *et al.*, 1990). Sin embargo, habría algunos puntos críticos en esta última explicación, sobre todo las constancias de patrón propias de las líneas de sutura de los ammonites, que requerirían información genética y epigenética.

Todos estos aspectos podrían explicarse por diversos modelos conocidos en Biología del desarrollo. SAVAZZI (*op.cit.*) se da cuenta de que el *pneu* es una explicación mecánica de muchos aspectos de la concha de los Moluscos, pero como tal es insuficiente, ya que es un subproducto de la coordinación epigenética que se establece en el sistema en desarrollo, y la concha, a su vez, es un subproducto de ese subproducto; así, para explicar la presencia de puntos de fijación y aparición

periódica de aspectos ornamentales, habla del modelo de información posicional de WOLPERT (*cf. WOLPERT, 1982*), en que las células interpretan su información posicional mediante una adecuada diferenciación celular, y ello debido a la presencia de morfógenos, cuya concentración varía de un punto a otro del embrión o del tejido embrionario concreto de que se trate (figura 2E); en este caso, el manto. Por desgracia, aunque la concha es un elemento formado durante el desarrollo, como parte del sistema en desarrollo que es el Molusco, se ha prestado muy poca atención a su génesis; solamente desde el campo de la Paleontología y por parte de algunos biólogos del desarrollo, alejados en general del tema de la Malacología, se han estudiado algunos de los aspectos de su morfogénesis. Si tomamos VERDONK *et al.* (1983), que sería uno de los más importantes compendios sobre el desarrollo en el fílum Mollusca, el tema de la concha solamente es tratado de una manera marginal, sin considerar para nada la morfogénesis de tan importantes aspectos como la microestructura o las diferenciaciones morfológicas que presenta.

Una hipótesis acerca de la formación de ciertos tipos de ornamentación. No todos los aspectos ornamentales de las conchas de los Moluscos parecen presentar evidencias tan claras de un manto hinchado subyacente y fijado a determinados puntos o líneas de la superficie interna o externa de la concha, como sugiere la hipótesis del *pneu*; estas fijaciones tienen, como característica común, el dar origen a figuras de carácter *quebrado*; sin embargo, para muchos tubérculos de gasterópodos, por ejemplo, en Cerithiacea (DE RENZI, en preparación) hay que definir su base de manera puramente convencional, puesto que no existe ninguna discontinuidad asimilable a una quebradura como en los dos ejemplos antes citados. Ciertamente existen modelos de formación de patrones seriales (“pattern formation”) que dan reglas geométricas para situar los elementos diferenciados (ver más abajo *Modelización de la escultura y la coloración*), pero que no indican las características concretas del mecanismo de diferenciación; un mismo modelo podría ajustarse bien a procesos distintos; en el presente caso, adherencias a la concha o el mecanismo que se explicará a continuación. El argumento es el siguiente: si el manto está libre, es

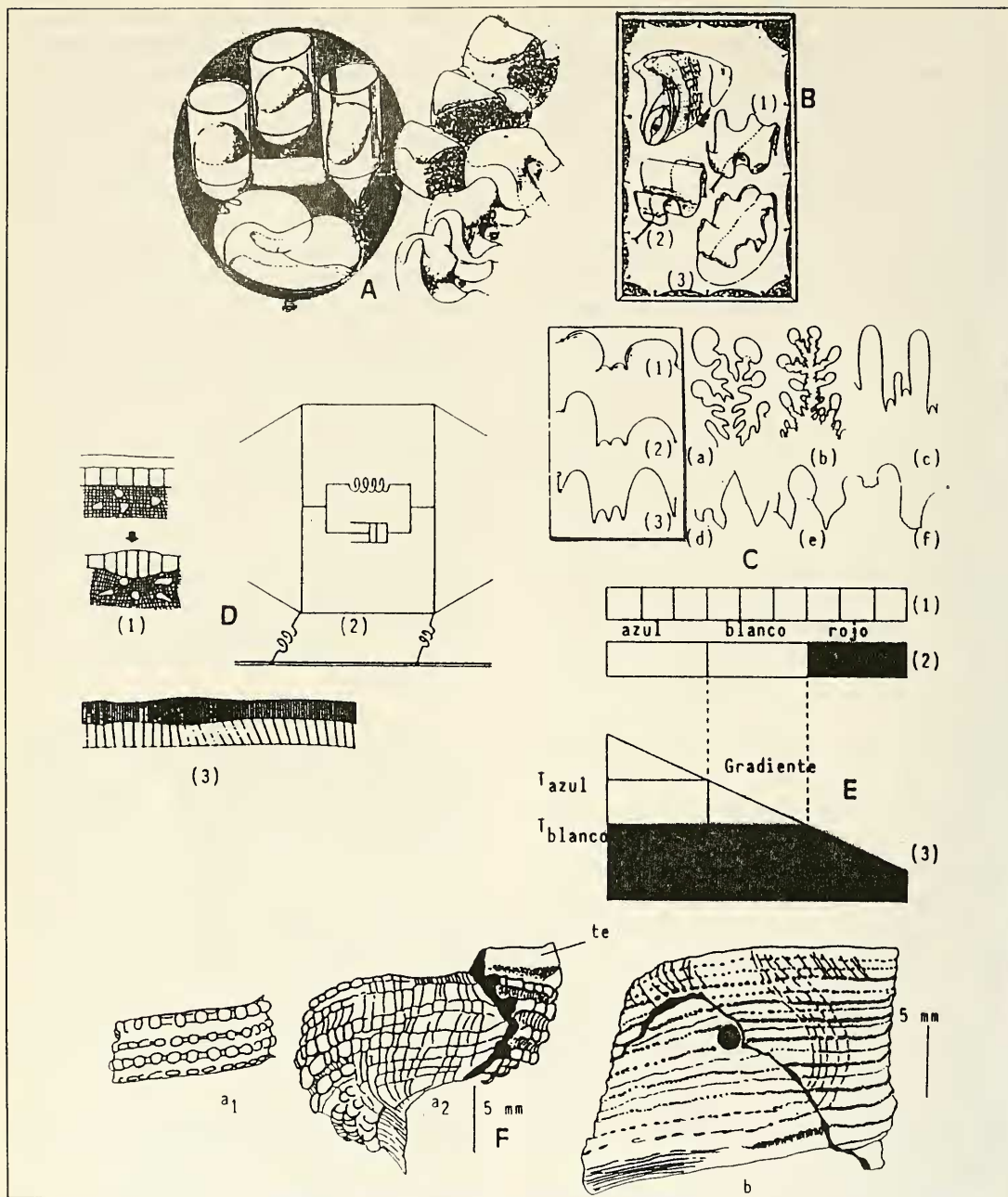


Fig. 2. A, B y C. Los septos de los cefalópodos como estructuras *pneuo*. A. El globo infantil envolvente muestra el fundamento: un material elástico se hincha mediante un fluido. En el interior del globo, tubos de plástico que recordarían conchas de nautiloideos rectas, en donde se ha embutido un globo infantil lleno de yeso; cuando fragua, se adapta a la forma del tubo y la parte libre tiende a formar una cúpula; ello recuerda los septos de los nautiloideos representados a la derecha. B. En el caso de los ammonites, los septos recuerdan los mioseptos tensionales de los peces, así como los diafragmas mecánicos extendidos sobre estructuras rígidas; hay tres tipos de material representados: (1), una burbuja de jabón; (2), una hoja de papel, y (3), una lámina de goma; la simulación con esta última es la que se aproxima más a las morfologías septales de los ammonites, a causa de tener una estructura análoga a la de los tejidos implicados. En C vemos unos modelos puramente mecánicos, en que un diafragma hinchado está

fijado a unos puntos, de tres diversas maneras (1), (2) y (3); hay semejanzas con los septos reales representados por (a), (b), (c), (d), (e) y (f) (A, B y C, de SEILACHER, 1988). D. Algunos tipos de ornamentación—granos, tubérculos, etc.—podrían obedecer a hinchazones locales de células del epitelio paleal y no a expansión *pneu* del mismo. Los primordios de las estructuras dérmicas de los vertebrados—placodos—podrían ser un paralelo que fundamentara esta hipótesis; (1) epitelio dérmico embrionario mostrando el proceso por el cual se deforman las células y originan una hinchazón local (placodo); (2) imagen del mecanismo que produciría estos fenómenos: un citoesqueleto elástico y unas ataduras elásticas que sujetan las células al sustrato subyacente; ello generaría un conjunto de interacciones que puede simularse mediante ordenador (3) (según OSTER & ALBERCH, 1982). E. El modelo de Wolpert de la bandera francesa; (1) representa un tejido indiferenciado, que pasa a (2), con tres tipos de diferenciaciones que, convencionalmente, denominaremos "azul", "blanca" y "roja", como la bandera francesa; (3) da idea del posible mecanismo: un gradiente espacial de un morfógeno, con dos concentraciones umbral, T_{blanco} y T_{azul} , determinará la diferenciación por medio de tales umbrales (de RANSOM, 1981). F. Fenómenos de regeneración en dos Cerithiacea. a_1 y a_2 corresponden a una vuelta relativamente joven y a la última vuelta, respectivamente de un ejemplar de "*Cerithium*" *margaritaceum*, del Neógeno, que muestra en a_2 la regeneración después de una posible amputación del manto (ver texto); el aspecto de la parte regenerada recuerda una fase anterior, representada por a_1 , perdiéndose el carácter de los tubérculos espinosos gruesos *te*, que sin embargo aparecerán hacia el final (ejemplar del Peabody Museum de la Universidad de Yale, invertebrados fósiles, YPM 31904). *b* muestra una vuelta depredada en un ejemplar de *Turritella carinifera*, del Eoceno, que presenta una rotura que, sin embargo, no afectó al manto, puesto que parece haber continuidad de ornamentación (misma procedencia, ejemplar YPM 31906). Ambos ejemplares dibujados con cámara clara por el autor.

muy difícil pensar en hinchazones locales, puesto que la presión del fluido, sin ninguna constricción, tenderá a expansionar el tejido uniformemente. Mi hipótesis, que habría que verificar, consistiría en un manto actuando como un *pneu*, que prestaría la configuración general, y en el cual, *determinados grupos de células podrían presentar mayor prominencia a causa de un cambio en la forma celular*. Este modelo estaría en relación, más bien, con el de la formación de los placodos en la embriogénesis del epitelio dérmico de los Vertebrados (*cf.* OSTER & ALBERCH, 1982), que implica reacciones viscoelásticas del citoesqueleto celular (figura 2D). Otra hipótesis que también implicaría reacciones viscoelásticas del citoesqueleto de las células del manto, sin necesidad de deformación local de las mismas, sería *la invaginación de partes del manto*; de hecho, observaciones directas de cortes histológicos a las que he tenido acceso gracias a la amabilidad del Dr. Antonio Checa, de Granada, muestran zonas del manto altamente plegadas. OSTER & ALBERCH (*op.cit.*), basándose en evidencias histológicas, postulaban un modelo de propagación de una perturbación puramente mecánica, tanto para el caso de los primordios de la piel de los Vertebrados, como para procesos que implican pliegue, como es el caso de la gastrulación; en el caso del manto de los Moluscos, la situación puede ser muy distinta y podría valer tanto este modelo

como uno de información posicional, por el cual, una concentración determinada de morfógeno pudiera inducir una deformación en un conjunto de células. Si el periostraco actúa como un templado para la superficie de la concha, reflejaría en negativo, como huecos, estos abombamientos del manto, que luego la concha volvería a reproducir en positivo.

Patrones divaricados. Muchas conchas de Moluscos exhiben patrones de muy diversa naturaleza que SEILACHER (1972) intuyó, a través de un cuidadoso estudio comparativo, como producidos a través de un mismo principio morfogenético. Tales patrones aparecen básicamente en Bivalvia y se pueden agrupar bajo el denominador común de *patrones divaricados*, los cuales se caracterizan por cortar las líneas de crecimiento; estos se refieren a las costillas, la coloración, los surcos y los triángulos de mineralización (ver un ejemplo de escultura en la figura 4D, y otro de coloración en la 5D(1)). Estamos frente a un aspecto puramente fabricacional; ninguna de estas estructuras es adaptativa, en el sentido de selección de las mejores variantes hereditarias, ya que sólo se hereda la capacidad morfogenética. Si el portador de un aspecto de este tipo tiene ventajas para interactuar con el medio, esto es un puro *efecto*, como se comentó anteriormente, que hay que distinguirlo

de una función. Comentaré esto más a fondo en el próximo apartado, ya que entra de lleno en el terreno de las exaptaciones.

Regeneración. Las conchas de los moluscos suelen sufrir lesiones durante su desarrollo. Existen evidencias en la mayoría de ellas, tanto actuales como fósiles, y ello se debe, en gran parte, a depredación. Martinell y su equipo han realizado numerosos estudios en este sentido en España, desde un punto de vista icnológico y paleoicnológico, dado el importante contenido en información paleoecológica que tales fenómenos presentan (ver, para una síntesis, MARTINELL, 1989); sin embargo, no es éste mi propósito aquí. En este apartado deseo tratar, aunque de manera somera, el tema de la regeneración de la concha, que se produce en el caso de que la depredación no tenga éxito y el molusco sobreviva a ella (ver MARTINELL, *op.cit.*, fig. 3).

GILI (1991; pp. 28-31) hace una revisión del tema referida a la familia Nassariidae (Gastropoda) y menciona que en muchos casos —en ornamentaciones que varían a lo largo de la ontogenia— la concha regenerada presenta la ornamentación correspondiente a los estados juveniles; en cambio, otras veces se forman estructuras que corresponden a estados más avanzados en la ontogenia de la ornamentación. Para él, los animales, aunque hayan dejado de formar un elemento escultural, mantienen la capacidad de generarlo en determinadas condiciones; todo parecería indicar, según el mismo autor, la represión de una capacidad funcional, “si todo va bien”, a partir de determinado momento del crecimiento.

Para mi, existe una visión alternativa; observaciones directas de lesiones producidas por depredadores en Cerithiacea me han permitido constatar los siguientes hechos: a) continuidad estricta del patrón de ornamentación, y b) producción de una zona de aspecto difuso y regeneración de un patrón en una fase más juvenil hasta alcanzar otra vez el patrón que había en el momento en que el acto depredador tuvo lugar. La restauración del patrón en continuidad (figura 2Fb) significaría que el manto no habría sido lesionado y que, en el caso de Cerithiacea, su concha turriculada capacitaría a los animales para retraerse en ella profundamente al percibir, de un modo u otro, al predador (Seilacher,

comunicación personal). Si esto es así, el caso b), que se corresponde con el primero de los citados por Gili, tendría que ver con la eliminación de la parte más nueva del manto. En este caso, la explicación no estaría tanto en recuperar una capacidad funcional reprimida sino en que afloraría, en la zona de secreción de la concha, una porción del manto no dañada pero dejada atrás por el crecimiento; al situarse otra vez en el borde de la concha, volvería a actuar, pero no porque el manto se modificase en su ontogenia. En este ejemplo, el complejo concha-manto acaba dando la ornamentación terminal que, sin la interrupción, se hubiera producido (figuras 2Fa₁ y 2Fa₂); estamos, pues frente a un caso típico de canalización del desarrollo. El que tal carácter esté tan canalizado es una valiosa indicación de su bondad para el uso en Taxonomía.

En último lugar, el segundo caso descrito por Gili podría explicarse de la siguiente manera: es posible que una ligera lesión del manto conduzca a una interrupción de la secreción y la continuación de la ontogenia del tejido se manifestará en la concha solamente en un momento posterior. Sin embargo, todo esto son hipótesis que requerirían verificación experimental.

Modelización de la geometría de la concha. Si consideramos el modo de formación de la concha por acreción, tal y como lo hemos descrito anteriormente, estamos en condiciones de traducir a un modelo basado en un conjunto de unas pocas instrucciones geométricas simples los condicionantes del legado filogenético de las conchas de los Moluscos; es decir, podemos hacer una simulación morfo-teórica de los distintos tipos de conchas (*cf.* GOULD, 1970, pp.89-90). Un modelo de tal tipo será, de acuerdo con RAUP (1972), simbólico, determinista y estático. Su aspecto simbólico es obvio: traducción a pura geometría y posterior simulación de las instrucciones geométricas mediante ordenador; es determinista en cuanto que no hay ninguna condición que introduzca azar o probabilidades, y es estático porque no suponemos que haya interacciones cibernéticas entre los distintos estados que adopta el sistema.

El primero en formular, como hipótesis, que la concha enrollada de las distintas categorías mayores de los Moluscos podría ser reducida a las

variaciones de unos pocos parámetros en un modelo geométrico simple, fue Thompson en 1917 (THOMPSON, 1942); en la misma obra invoca el precedente del geómetra Moseley, que a principios del siglo XIX había concebido las conchas espirales de los Moluscos como un haz de espirales logarítmicas estiradas a lo largo de un eje de enrollamiento (recuérdese que la espiral logarítmica es plana); ello quiere decir que si proyectamos cualquiera de estas espirales estiradas sobre un plano perpendicular al eje de enrollamiento, obtendremos la típica espiral logarítmica. Sin embargo, verificar la hipótesis de Thompson en su propia época hubiera sido algo imposible; sólo el advenimiento de los ordenadores con capacidad gráfica pudo desatar este nudo gordiano.

Fue el paleontólogo David Raup quien sentó las bases para ello en un trabajo general (RAUP, 1966), que ya no sólo se ocupaba de las conchas enrolladas de los Moluscos, sino también de las de otros invertebrados, tales como los Braquiópodos. Partiendo del supuesto de espiral logarítmica estirada, concibió dos fórmulas generales en coordenadas cilíndricas, que son

$$(1) r_{\varnothing} = r_0 W^{\varnothing/2\pi}$$

$$(2) y_{\varnothing} = y_0 W^{\varnothing/2\pi} + r_c T (W^{\varnothing/2\pi} - 1)$$

Las coordenadas cilíndricas de un punto son r_{\varnothing} , y_{\varnothing} y \varnothing ; el proceso simula como pura geometría el crecimiento por acreción a partir de la línea cerrada inicial—supuesta plana, para simplificar—que limita la concha embrionaria; la traducción de dicha línea cerrada a términos geométricos la convierte en *curva generatriz inicial*; un punto cualquiera de la curva generatriz inicial queda definido por r_0 , y_0 y $\varnothing=0$; si hacemos variar \varnothing , cada punto de la curva generatriz inicial modifica sus coordenadas de acuerdo con (1) y (2), describiendo una espiral estirada. Su interpretación es como sigue: la acreción añadiría, marginalmente, una cierta cantidad de material; la nueva línea cerrada o, simplemente, *curva generatriz*, que continúa siendo plana, formará un ángulo con la inicial; es decir, es como si el borde del manto se hubiera situado en el nuevo plano por un giro de ángulo \varnothing ; ahora bien, al mismo tiempo, hay crecimiento; es decir, la nueva curva, con respecto a la antigua presenta mayores dimensiones (área mayor); es decir, ocurre como si la curva cerrada inicial se *expansionara*; además, en los gasterópodos y en los bivalvos, el enrollamiento no es planispiral: el giro de ángulo

\varnothing conlleva una *traslación* a lo largo del eje de enrollamiento.

En las expresiones (1) y (2) aparecen tres parámetros constantes, de los cuales dos son altamente relevantes: se trata de W y T; W refleja la *tasa de expansión de la vuelta* respecto a un giro \varnothing , mientras que T mide la *tasa de traslación de la vuelta* a lo largo del eje de enrollamiento. Ambos parámetros son constantes; su constancia asegura que la *forma de la curva generatriz*, que la podemos medir mediante un tercer parámetro S, no varía durante la simulación, y esto parece cumplirse dentro de ciertos límites, cosa que discutiré más tarde; en general, si suponemos que la curva generatriz inicial no es tangente al eje de enrollamiento, sino que está a una cierta distancia del mismo (lo que en términos naturales equivaldría a hablar de conchas umbilicadas, cuyo ejemplo más llamativo serían las de los gasterópodos pertenecientes al género *Architectonica*), entonces hemos de definir un cuarto parámetro, la *distancia relativa al eje de enrollamiento*, D, que tampoco varía cuando en las fórmulas (1) y (2) W y T son constantes. S y D no aparecen en las fórmulas, sino que solamente son consecuencia de la forma de la curva generatriz inicial y de su distancia relativa al eje de enrollamiento, ambas implícitas en nuestra manera de definir y posicionar la curva generatriz inicial. Por último, el parámetro r_c mide la distancia al eje de enrollamiento de un punto interior a la curva generatriz inicial; si la curva es una circunferencia o una elipse se elige su centro; su traslación define la de toda la curva generatriz.

¿Es esto un mero divertimento matemático o abre perspectivas sobre aspectos biológicos más profundos?. Una primera consecuencia de la simulación mediante (1) y (2)—manteniendo una curva generatriz circular a diversas distancias relativas del eje de enrollamiento D (entre 0 y 1), independientemente de las variaciones de W (entre 1 y 10^6) y T (entre 0 y 4) y simulando todas las combinaciones posibles de los valores de los cuatro parámetros— es que obtenemos el correlato geométrico de *todas* las posibles morfologías naturales (figura 3A); ya sólo por esto: la correspondencia entre unas estructuras biológicas y unas reglas geométricas, ya hubiera valido la pena; hay algo común entre ambas que ha de ser objeto de nuestra investigación; pero hay más: surgen combinaciones de parámetros que originan superficies espira-

les enrolladas que no aparecen en la naturaleza. Obsérvese que el plano (W,T) determina las formas para las cuales $D=0$; es decir, las que tienen como correspondientes naturales conchas no umbilicadas; en cambio, el plano (W,D) determina superficies enrolladas con $T=0$, que reflejan lo que en la naturaleza son conchas planispirales, bilateralmente simétricas. Para estas últimas, la expresión (2) se convierte en

$$(3) \quad y_{\theta} = y_0 W^{\theta/2\pi}$$

Un aspecto interesante de las superficies planispirales, definidas mediante este modelo, es que la espiral resultante de la intersección con el plano de simetría es una espiral logarítmica. Si cortamos una concha de *Nauutilus* por el plano ecuatorial, que determina su simetría bilateral, la espiral se ajusta muy bien a la espiral logarítmica.

La observación de la figura 3A nos muestra que, desde un punto de vista natural, existen muy pocas combinaciones posibles de W, D y T. Una gran parte no tiene correspondencia con conchas reales de Moluscos. No es mi interés aquí comentar el diagrama de RAUP (1966) con todo detalle; para ello remito al lector a dicho trabajo y a la excelente síntesis que hizo GOULD (1970; pp. 92-96). Lo que sí me interesa es razonar acerca de algunos aspectos que surgen cuando trabajamos en morfología teórica. Los gasterópodos y los ammonoideos son moluscos univalvos; en cambio, los miembros de la clase Bivalvia quedan caracterizados por poseer una concha dividida en dos piezas que se articulan entre sí por una charnela y ambas son conos enrollados, en principio bilateralmente simétricos. Las explicaciones de por qué los univalvos están restringidos a unas combinaciones concretas de valores de W (entre 0 y 10), T (entre 0 y 4) y D (entre 0 y 0.5 o, más raramente, 0.6), mientras que los bivalvos tienen valores de W comprendidos entre 10 y 10^6 , de T variando entre 0 y 1.5, y D, entre 0 y algo más de 0.2, pueden enfocarse de una manera estéril o de una manera fructífera. La vía estéril es la más simple: la evolución todavía no ha tenido tiempo de producir tales morfologías.

El procedimiento fructífero de abordar la cuestión es el de contemplar las relaciones entre la geometría de la concha y el animal que la ha producido y es albergado por ella o bien la contiene. Consideraremos sólo el caso en que la concha es usada como exoesqueleto. El problema se puede descomponer en dos partes: el aspecto adaptativo y el

aspecto arquitectónico. Aunque tenga que avanzar cosas referentes al tema de la adaptación, objeto del próximo apartado, comenzaré por un análisis muy general del significado adaptativo de las conchas externas en Moluscos (que vale para cualesquiera otros invertebrados). La función más primaria de una concha es la protectora. En formas univalvas, la abertura —a no ser que se cubra mediante un opérculo, y ello no ocurre siempre— permite entrada libre a cualquier ser que esté “interesado” por lo que hay en el interior (léase predador, por ejemplo) o a material inerte, de cualquier origen, que puede perjudicar seriamente la fisiología y el comportamiento del molusco. Por tanto, si la abertura es pequeña en relación al volumen total de la concha, todos estos problemas quedan minimizados; la traducción geométrica de este requerimiento es que W tenga unos valores lo más bajos posibles. No hay ningún motivo arquitectural que impida organizar el cuerpo de un univalvo en una concha de gran abertura; sin embargo, desde el punto de vista adaptativo no será eficaz y la selección tendió a eliminar, de buen principio, tales formas.

Si tomamos el caso de los miembros de la clase Bivalvia, la protección queda asegurada por dos valvas que ajustan bien; en cambio, aquí sí que hay importantes problemas arquitecturales y, por tanto, de constricción debida al propio diseño: el primero de ellos es que una estructura formada por dos valvas articuladas debe crecer de modo que *siempre quede libre la articulación*; un segundo problema es el de acomodar un par de músculos aductores en posición adecuada sobre la superficie interna de la concha y cuya fuerza, reflejada por su sección, sea suficiente para cerrarla. El requisito de articulación tiene dos soluciones geométricas: aumentar T o aumentar W; sin embargo, la primera tiene el inconveniente de contradecir el segundo requisito, referido a la forma y disposición de la musculatura, ya que se puede ver que con T alta, por grande que sea W, la curva generatriz final es demasiado pequeña para todos los requerimientos de la musculatura aductora y para su disposición, que en ningún caso sería efectiva. Algo parecido ocurriría para conchas altamente umbilicadas (valores de D mayores que 0.5 o 0.6). Por tanto, la solución arquitectural requiere altos valores de W combinados con bajos valores de T y D.

Todas estas razones nos muestran como hay un

importante conjunto de combinaciones de W, T y D no aprovechables ni por moluscos univalvos ni por moluscos bivalvos. No obstante, al modelo de Raup se le ha achacado el no tener presente un hecho que es más la norma que la excepción en Biología: que cuando una estructura orgánica aumenta de tamaño, suele cambiar de forma —en cuanto a proporciones—, sobre todo cuando de su superficie dependen funciones que sirven al volumen total del organismo; por ejemplo, la sección de la musculatura aductora en relación con su capacidad de cierre de las dos valvas. El cambio de forma concomitante con el aumento de tamaño se conoce bajo el nombre de alometría y es, en última instancia, efecto del crecimiento diferencial de unas partes respecto de otras (cf. HUXLEY, 1972; GOULD, 1966). Pues bien, el modelo de Raup, basado en la constancia de W, S, T y D, proporciona superficies cuyas proporciones no varían con el aumento de tamaño; es decir, su traducción biológica sería la de conchas creciendo isométricamente. En bastantes casos, muchas conchas crecen alométricamente de manera significativa; por ejemplo, *Melanopsis dufouri* (BRITO *et al.*, 1988) muestra crecimiento alométrico para la altura de la concha en relación con la anchura de la misma (en realidad, ambas magnitudes son función de las tasas de expansión y de traslación de la vuelta); no obstante, su desviación con respecto al crecimiento isométrico, aunque estadísticamente significativa, es muy pequeña, y podemos aceptar, para esta concha, el crecimiento isométrico como una buena aproximación; en otros casos, la desviación es considerable; así, los *Cerion* estudiados por GOULD (1984), en que incluso el autor contempla tres fases diferenciadas de alometría.

RAUP (1966) ya era consciente de ello y permitía violaciones de la constancia de los parámetros de su modelo; si esto es así, las conchas simuladas cambian de proporciones durante el crecimiento y la proyección de cualquiera de las espirales estiradas sobre un plano perpendicular al eje de enrollamiento puede no ser ya una espiral logarítmica. Por ejemplo, aunque referido a Protistas, DE RENZI (1988) mostraba que en varios conocidos géneros de Macroforaminíferos de enrollamiento planispiral, la espiral contenida en el plano de simetría bilateral del caparazón se caracterizaba por seguir un modelo logístico en coordenadas polares. En una concha de los *Cerion* anteriormente cita-

dos, un análisis simple como el que muestro en la figura 3C parecería indicar un modelo logístico para las dos primeras fases indicadas por GOULD (1984), pero lo que ocurre es que esto sólo es aparente, ya que no existe eje de enrollamiento (ver explicación de la fig. 3C). La tercera fase marca ya una discontinuidad, por cuanto cambia la orientación del proceso de acreción.

No obstante lo dicho, el modelo de RAUP, aún presumiendo constancia de parámetros, puede dar lugar a alometrías en general si se repara en la definición de W. Esta tiene dos definiciones para las conchas planispirales (DE RENZI, en preparación; no presento aquí la discusión general para conchas con T distinta de 0), dadas por las expresiones (1) y (3):

$$(4) W = (r_{\emptyset}/r_0)^{2\pi/\emptyset} = (y_{\emptyset}/y_0)^{2\pi/\emptyset}$$

lo cual implica

$$(5) r_{\emptyset}/y_{\emptyset} = r_0/y_0$$

Esta igualdad implica semejanza constante (isometría, en términos biológicos); ello se traduce en

$$(6) r = a y$$

para todo valor de \emptyset , siendo a una constante; si no se cumple, una explicación puede ser que la expansión de la vuelta en el sentido marcado por el eje en que medimos r diferirá de la expansión de la vuelta en el sentido marcado por el eje en que medimos y . Es decir, *nuestro modelo se amplía a un parámetro más*, ya que W se desdobra en W_r y W_y ; ello equivale, pues, a alometría, puesto que es a consecuencia de no cumplirse (5). La expresión de esto es como sigue:

$$(7) r_{\emptyset} = r_0 W_r^{\emptyset/2\pi}$$

$$(8) y_{\emptyset} = y_0 W_y^{\emptyset/2\pi}$$

Si eliminamos \emptyset entre ambas expresiones, obtenemos

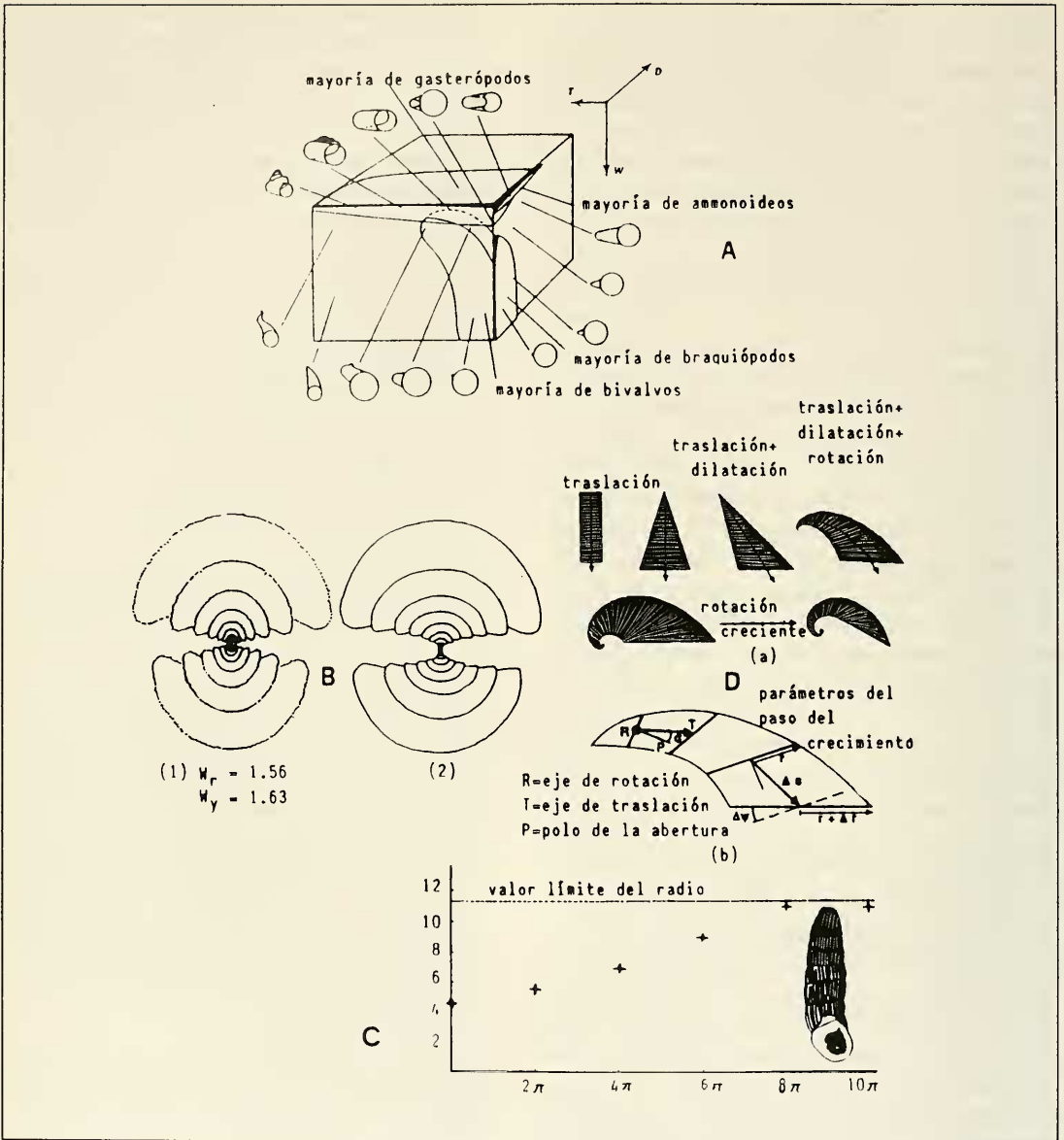
$$(9) r_{\emptyset} = a y_{\emptyset}^b$$

que es la fórmula de la alometría clásica, con

$$(10) b = \ln W_r / \ln W_y$$

$$(11) a = r_0 / y_0^b$$

KULLMANN & SCHEUCH (1970, 1972) se plantearon este problema para los ammonoideos; su resolución implicaba considerar la expansión diferencial de diversos parámetros propios de los ammonites, tales como el radio de las espirales externa y la del ombligo, la anchura de la vuelta y el área de su sección; todos ellos, en realidad, serían consecuencia del diferente comportamiento de r e y dado por (7) y (8). La aplicación de mi



modelo al crecimiento alométrico de *Paracravenoceras ozarkense*, ejemplificado por RAUP (1967) en este sentido —a pesar de que W es constante en la sección ecuatorial y que, por tanto, ésta es una espiral logarítmica— justifica, a través de la simulación, lo que he dicho anteriormente (figura 3B).

Normalmente, se asocia la espiral logarítmica, que es una figura autosemejante, a la isometría. En este caso, podríamos obtener una superficie enrollada alométrica con una espiral logarítmica como sección ecuatorial. De hecho, Checa (comunicación personal) concluye esto mismo para el caso de *Nautilus*, pero a partir de otros presupuestos, algo distintos de los del modelo de Raup; sin embargo, creo que este último todavía puede ser muy útil, con esta modificación y sus consecuencias para conchas de tasa de traslación no nula. CHECA (1991) ha mostrado un procedimiento de morfología teórica denominado de *expansión sectorial*, el cual se funda en concebir la concha como un conjunto independiente de espirales estiradas (helicospirales) que unen puntos homólogos sobre la superficie de la concha y ello hace que la sección de esta superficie pueda ser considerada como un conjunto de puntos obtenidos al interceptar las helicospirales. El modelo considera que dos puntos homólogos cualesquiera limitan un sector que puede expandirse o contraerse durante la ontogenia y, mediante un parámetro diferencial, cuantifica esta tasa de expansión. El autor concluye que la expansión y el solapamiento de las vueltas pueden modificarse por cambios en la tasa de expansión sectorial, y ello lo aplica a diversas clases de Molluscos; en esto radicaría la razón de muchas alometrías.

Ahora bien, aun dando razón de las alometrías, el modelo de Raup no se puede usar con toda generalidad, aunque es una aproximación muy útil por el pequeño número de parámetros (cinco, todo lo más) que necesita. Su problema esencial es que hace uso de un carácter geométrico sin equivalente biológico: la presencia de un eje rectilíneo de enrollamiento; así como la curva generatriz inicial tiene su equivalente biológico, el eje, en realidad, surge como algo puramente aparente, a consecuencia de ciertas maneras de producirse la acreción. La concha del ammonoideo *Nipponites*, estudiado por OKAMOTO (1988), se presenta como una estructura sin orden aparente, y ello porque su aspecto retorcido nada tiene que ver con una dispo-

sición alrededor de un eje rectilíneo; sin embargo, tal concha posee una elevada regularidad. Y ello nos introduce en un nuevo campo de la morfología teórica del enrollamiento.

La existencia de un eje de enrollamiento presupone un *sistema de referencia fijo*, ya que basta dar la distancia a él y a un plano perpendicular al mismo, junto con el ángulo de revolución alrededor del primero, para fijar la posición de cualquier punto de la curva generatriz; el procedimiento de expansión sectorial de CHECA (1991) también presupone una referencia fija. La no existencia de un eje de enrollamiento nos priva de una herramienta sencilla de la Geometría analítica; no obstante, la Geometría diferencial nos resuelve el problema; esta disciplina enseña que, para una curva en el espacio, podemos usar un sistema de referencia externo a ella, pero también podemos hacer uso de un sistema de referencia asociado a cada punto de la misma. Aplicado esto a la Morfología teórica, llegamos a modelos de *sistema de referencia móvil* (cf. OKAMOTO, 1988; ACKERLY, 1989; SAVAZZI, 1990).

No es mi propósito introducir aquí tales procedimientos, ya que implican unos mínimos conocimientos de Geometría diferencial, tales como los triedros móviles de referencia a lo largo de una curva espacial, asociados a los conceptos de curvatura y torsión de la misma, relacionadas por las ecuaciones de Frenet. Una introducción sencilla a estos temas la puede encontrar el lector en los capítulos 1, 2 y 3 de STOKER (1969). Los modelos que surgen son de carácter *cinemático*, o sea, semejantes a los de aquella parte de la Física con la que se vincula la Geometría diferencial; el movimiento es el de la curva generatriz, que emigra de una posición a otra por reglas *localmente definidas* (ACKERLY, 1989) —la figura 3D muestra los conceptos básicos del sistema de Ackerly, que son de comprensión simple—; esto último está de acuerdo con uno de los aspectos estudiados por la Geometría diferencial en curvas y superficies: las propiedades en un entorno de un punto; es decir, en lo pequeño. OKAMOTO (1988) fue el primero en hacer uso de estas técnicas para el estudio de los ammonites heteromorfos de apariencia más irregular, con el modelo de *tubo creciente*, el cual, según su autor, puede ser aplicado a cualquier tipo de concha enrollada con sección circular, sin definir ningún sistema de coordenadas. La compren-

sión de la concha completa de *Cerion excelsior*, mostrado en la figura 3C, tendría que ver con este otro tipo de modelos.

Esta breve revisión nos muestra la utilidad de la generación geométrica de las conchas aproximándola a una generación geométrica de la ontogenia; sin embargo, hay más cosas útiles a considerar; los parámetros de estas simulaciones tienen correspondencia con aspectos biológicos, y ello les da significación en dicho contexto; hay muchos trabajos de biometría de Moluscos —y de otros organismos— en que se mide por medir; en unos casos, de buena fé, pero en otros, quizá porque hace bonito o “riguroso” analizar, con complejos métodos de análisis multivariante, enormes matrices de números y con ello se queda, además, vestido como mago de la tribu. Sin embargo, muchas de estas medidas, o bien no tienen significado biológico o, si lo tienen, se oculta en la maraña de datos. Si en vez de hacer uso de tales medidas, trabajamos con los parámetros del modelo de Raup o de los otros modelos aquí comentados, nuestros resultados de análisis bioestadístico tendrán sentido biológico; es más, el número de variables a analizar será mucho más pequeño; ya habremos avanzado en la reducción de la complejidad, que es uno de los propósitos del análisis multivariante; así, una concha no planispiral, de acuerdo con el modelo de Raup ampliado a un parámetro más con mi modificación, incluirá sólo cinco parámetros. Estos variarán de organismo a organismo en una misma población y podremos analizar sus relaciones; podremos además efectuar comparaciones interpoblacionales e interespecíficas, así como dar razón de las mismas en un contexto biológico; ello abre, pues, una nueva vía para la biometría y bioestadística en Malacología (cf. comentarios al respecto en DE RENZI, 1988, p. 398).

Modelización de la escultura y la coloración. Ya se dijo anteriormente que se podía simular la activación de mecanismos que darían lugar a cambios en la topografía local del manto (escultura) o a la secreción de pigmentos que serían incorporados a la concha (coloración). También se dijo alguna cosa acerca de la vaguedad con que tales modelos describen los patrones de ornamentación de las conchas; sin embargo, mecanismo y patrón quedan bien definidos en lo referente al color. En

este terreno se han invocado los mecanismos clásicos de autocatálisis e inhibición de largo alcance. Los patrones de coloración divaricados responderían a procesos de este tipo, en que una célula secretora de pigmento, situada en el borde del manto, “contagiaría” a su vecina y ésta, después de algún retraso, iniciaría la secreción del pigmento; es decir, el pigmento autocataliza su propia producción. El retraso se debería a una oscilación biológica por la cual, la fase productora del pigmento sería breve, mientras que la improductiva sería larga en comparación. Esto se debería a los efectos de una sustancia inhibidora que, al ir descendiendo su concentración en una célula, permitiría que la presencia de una pequeña cantidad de pigmento difundida activara otra vez su producción en la mencionada célula. Si el contagio no fuera retardado, la coloración sería con marginal (MEINHARDT, 1984).

ERMENROUT *et al.* (1986) proponen, a partir de ideas expuestas anteriormente por uno de ellos (Campbell), que las células del manto responsables de la pigmentación tendrían un comportamiento parecido al de la mayoría de las células secretoras en otros organismos; es decir, la secreción se produciría por impulsos nerviosos y, si esto es así, desde el punto de vista paleobiológico sería posible seguir la evolución del sistema nervioso de los moluscos a través de su magnífico registro fósil. Según los autores, el modelo diferiría de otros semejantes, tales como el antes citado de Meinhardt, en que dependería de las propiedades “no locales” de las redes nerviosas, ya que las innervaciones conectarían células que no están necesariamente cerca unas de otras y ello daría lugar a interacciones cooperativas de largo alcance.

MEINHARDT & KLINGLER (1987), por último, dan una revisión muy amplia del problema de los patrones de color; el mecanismo de reacción-difusión daría razón hasta de los patrones más complejos; el pigmento continuaría teniendo carácter autocatalítico (activador) y difusible; únicamente el inhibidor, cuya concentración iría rebajándose ostensiblemente en oscilaciones sucesivas, frenaría su producción periódicamente. Para ambos autores, este modelo no sería incompatible con otros tales como el de innervación neural que se ha descrito antes.

Todos estos trabajos parten de simulaciones por

ordenador de modelos matemáticos que, aunque simples, ya no son de la sencillez del modelo de Raup para la geometría de las conchas; por ello, no serán expuestos aquí, ya que no es mi intención pasar a describir estos modelos en detalle. No obstante, se fundan en ideas de la Biología molecular del desarrollo y, por tal motivo, tienen valor; además, tienden a repetir bien los patrones naturales de las coloraciones de los moluscos al efectuar las simulaciones. Deseo, pues, excitar la curiosidad del malacólogo frente a los mismos mediante la bibliografía citada, sobre todo MEINHARDT (1984) por su sencillez y ausencia de aparato matemático.

La escultura, como ya se dijo, puede ser simulada mediante los mismos modelos; lo que ya no dicen es que clase de fenómenos se localizarían: puntos de fijación del manto sobre la concha ya formada (*pneu*) o dilatación local de ciertas células.

Morfología teórica y Biología. El propósito sería el de llegar a conectar los modelos morfo-teóricos con los mecanismos biológicos subyacentes (SAVAZZI, 1990); ya hemos visto algo de esto para los patrones de color. También se ha hablado de la teoría del *pneu*, para los aspectos geométricos, así como también de la teoría de la información posicional, pero, como dice SAVAZZI (*op.cit.*), introducir en el programa de simulación de formas propiedades de las estructuras *pneu*, así como también la distribución de los morfógenos implicada por la teoría de la información posicional, puede complicar mucho las cosas. Otro aspecto a tener en cuenta es que modelos de carácter estrictamente mecánico (como el del *pneu* o el de las respuestas celulares viscoelásticas), o los de reacción-difusión e información posicional, atienden, como ha dicho EDELMAN (1988), a aspectos parciales relevantes de la morfogénesis, pero no van al meollo profundo de la misma: para todos parece claro que la superficie celular es el aspecto clave de cualquier localización de los procesos morfogenéticos, pero la cuestión está en cómo se relacionan los procesos de desarrollo controlados genéticamente de un modo primario con aquellos otros de control mecánico primario; según el mismo autor, *such linkage assures signaling across borders of cell collectives to induce the next step of gene expression as a function of history, thus yielding*

form. Se trata, pues, de una interacción compleja entre ambos conjuntos de factores: genéticos y mecanoquímicos. Remito al lector a este libro apasionante, ya que no es mi propósito desarrollar aquí su temática, sino suscitar su interés.

Con todo esto, creo que han quedado perfilados algunos problemas de fondo en lo que se refiere a la relación entre la concha y el animal que la segrega. Ahora bien, el animal encara sus diversas construcciones con el medio que lo rodea, y aquí es donde se prueban como aptas, ya sea en sentido adaptativo o exaptativo, mientras que en otros casos pueden resultar neutras respecto de la adaptación.

Factor adaptativo

Uno de los aspectos más estudiados de la concha de los Moluscos es la relación de ésta con el medio desde el punto de vista adaptativo. De todos los grupos de Moluscos, y dada la índole del trabajo, se considerarán solamente los pertenecientes a las clases Bivalvia, Gastropoda y Cephalopoda.

Antes de pasar al estudio de los aspectos adaptativos de estos tres grupos, deseo hablar de algo que tiene relación con una de las funciones primarias de la concha de los moluscos, como es la protección. Un componente de la función protectora queda determinado por la geometría de cada grupo taxonómico concreto, como ya fue detallado anteriormente y no hace falta repetir. Otro componente de esta función, común a todos los taxones, es la resistencia mecánica. ALEXANDER (1990) destaca el hecho de que la resistencia a la tensión de las conchas de los moluscos es menor que la del hueso compacto y, en cambio, son más rígidas que aquél; esta rigidez mayor es debida a que el contenido mineral de las conchas es mucho mayor que el del hueso. Ambos materiales recuerdan mucho sustancias artificiales como la fibra de vidrio, compuesta de filamentos de vidrio en una matriz de resina, que tiene una resistencia a la rotura mayor que el vidrio masivo. La mayor resistencia a la rotura de conchas y huesos respecto a los minerales puros sería debida a causas análogas (la presencia de conquiolina u osteína) a la de la fibra de vidrio respecto al vidrio.

ALEXANDER (*op.cit.*) señala que el nácar es más resistente que las conchas de microestructura en-

tre cruzada; los moluscos más primitivos poseen nácar, pero la microestructura más común es la segunda en las formas derivadas. Ello parece relacionado, según el mismo autor, con el menor coste metabólico y la resistencia no tanto a la rotura como a la perforación. Aquí vemos cómo el compromiso entre varias funciones hace que no se alcancen óptimos en ninguna de ellas.

Pasaré, a continuación, a comentar los rasgos adaptativos de los tres taxones antes mencionados.

Bivalvia. Muchos miembros de la clase son endobiontes; así, la selección de determinadas morfologías apunta a un mejoramiento de la capacidad de los Bivalvia para penetrar en sedimentos blandos; una aproximación por la vía de la simulación mediante modelos físicos permitió a STANLEY (1975) sacar algunas conclusiones al respecto (figura 4A).

Aunque en realidad no se trate de función propiamente dicha, sino de simple efecto relacionado con morfologías ligadas al factor fabricacional, vale la pena hacer algunas consideraciones acerca de los patrones divaricados mencionados anteriormente. Algunos tipos de escultura divaricada ayudan a sus portadores a la penetración en sedimento blando por un efecto balancín; al mismo tiempo, la forma de dicha escultura impide el retroceso (figuras 4C y 4D); cuando ello es así (SEILACHER, 1972), la variabilidad para dicho carácter se reduce considerablemente en las poblaciones, siendo predominantes aquellos patrones de escultura divaricada más eficaces en la penetración del sedimento blando; aunque ello pueda recordar la acción de la selección natural sobre las variantes hereditarias, no tiene que ver con ella, puesto que tales variantes no se heredan.

Esto merece un comentario aparte: hay otro caso en el que no hay herencia directa, que es el de las modificaciones ecofenotípicas ligadas a la norma de reacción; esto ocurre cuando el organismo *se adapta a unas condiciones únicas para él*; por ejemplo, la adecuación de la forma externa a un espacio limitado de antemano, que es lo que tiene lugar para muchos moluscos gregarios, como son las ostras o los rudistas. Aquí, lo que está regulado genéticamente es la mencionada capacidad de *adaptabilidad* (cf. DE RENZI, 1982). Sin embargo, los patrones divaricados variables pueden surgir de la descendencia de *cualquier individuo de la*

población sin ningún carácter inicial de norma de reacción *ad hoc*; ello es así porque dentro de la regularidad hereditaria del patrón, ésta es sensible a las condiciones iniciales (cf. SEILACHER, *in litt.*) del desarrollo, como se podría predecir a partir de la teoría del caos, tal como se dijo anteriormente; en un caso como el de los bivalvos, en que la mayoría son estrategias de *r* y, por tanto, dotados de alta fecundidad, cada individuo originará potencialmente *todas* las variantes, incluidas las favorables; por tanto, la tría de estas no equivaldrá a ningún cambio de frecuencias génicas en la población. Otro tanto cabe decir para patrones de color divaricados; si el animal vive enterrado o su concha está cubierta por un perióstraco, su efecto es nulo, pero en *Pteria zebra* (SEILACHER, 1972) sus bandas oscuras y su transparencia la hacen invisible cuando se sitúa sobre el hidrozoo huésped; el efecto será tanto más bueno cuanto más coincida el diseño del patrón del bivalvo con el diseño del patrón de ramificación del hidrozoo. En cambio, si no hay efecto para su portador, en un caso (escultura) y en otro (color), la variabilidad se manifiesta en toda su extensión.

Otro aspecto importante de las conchas en Bivalvia es la comisura; en una mayoría de casos son lisas y, prácticamente, contenidas en un plano, pero existen grupos de comisura plegada —en este caso, por efecto *pneu*—, que se dan en diversos ostreidos tanto fósiles —mesozoicos, sobre todo— como actuales. Se ha visto que ello tiene relación no tanto con protección frente a la entrada de sedimento (así, el género *Arctostrea*, del Cretácico, se halla en la creta, cuyo tamaño de grano es finísimo y puede penetrar por cualquier comisura entreabierta por estrecha que sea), como con una eficaz distribución del agua de la corriente inhalante sobre la branquia, así como también con la expulsión enérgica de la corriente exhalante, a fin de arrojar los productos de desecho lo más lejos posible del animal; ello es mostrado en la figura 4B (CARTER, 1968; SAMBOL & FINKS, 1977).

SEILACHER (1984) distinguía diversas adaptaciones en ciertos grupos de Bivalvos, una vez eliminadas las constricciones impuestas a los mismos por su historia y adaptaciones iniciales. Así, *recliners* y *mud stickers* en fondos blandos. Los primeros, con amplia superficie, se apoyan sobre el fondo a partir de diversas estrategias: la forma de herradura, propia de la anteriormente citada *Arc-*

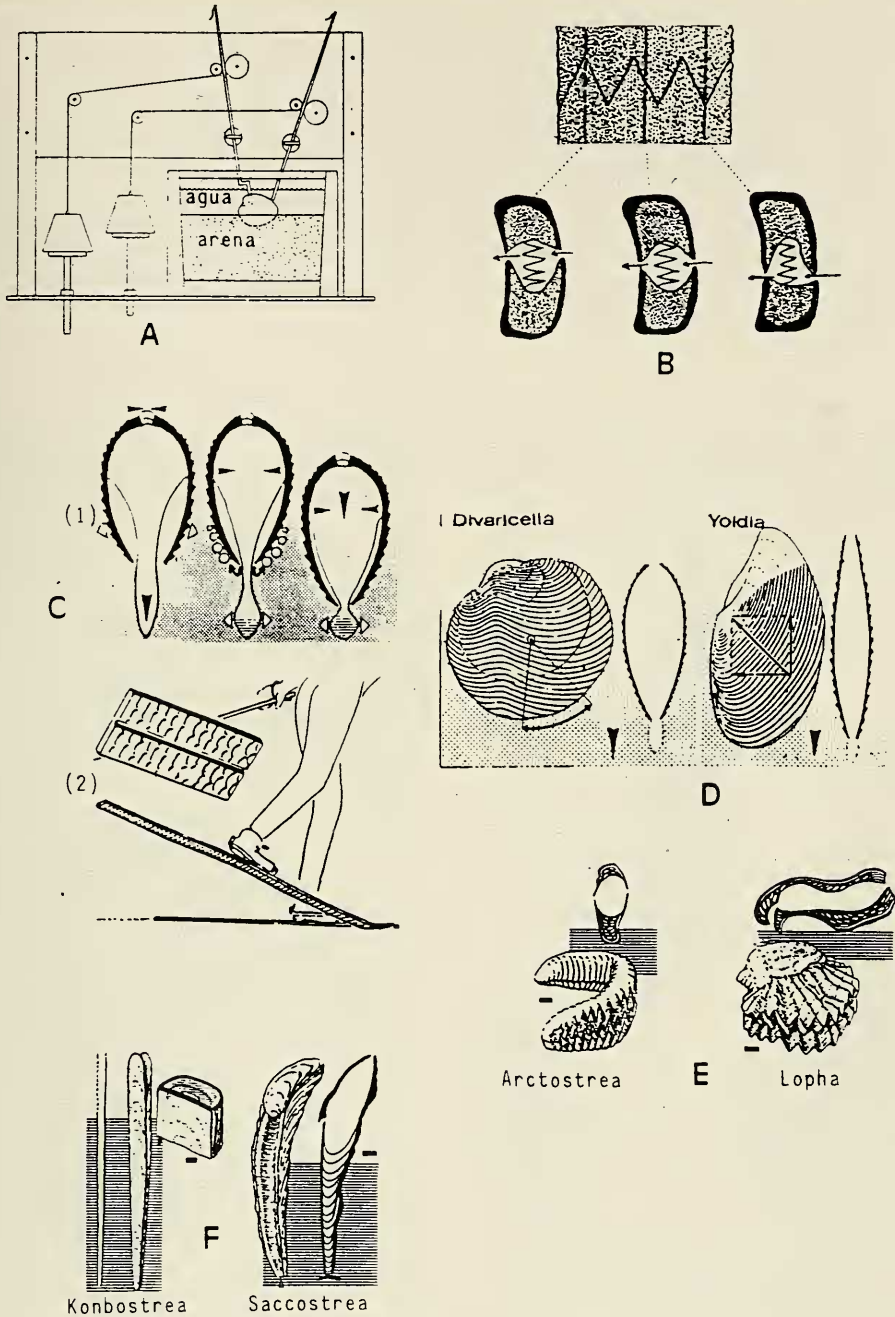


Fig. 4. A. Simulación de la penetración en sedimento blanco (*burrowing*) por bivalvos efectuada por STANLEY (1975); las barras someten a movimiento de balanceo el "róboto" que simula el bivalvo; los ángulos de las barras se tomaron a partir de las evidencias suministradas por la disección de animales vivos. B. Comisuras plegadas en la ostra cretácica *Arctostrea*; la circulación del agua actúa muy directamente sobre la totalidad de la branquia como muestran los tres cortes en la cúspide, la parte media y el valle de cada pliegue comisural: la branquia puede actuar eficazmente gracias a la distribución de corrientes organizadas por la comisura (de CARTER, 1968). C. La escultura divaricada de los bivalvos y la penetración en sedimentos blandos. Tal escultura presenta un aspecto asimétrico,

como las tejas de un tejado, aterrazada (hay gasterópodos no divaricados en que tal ornamentación aparece y cumple servicios semejantes) y tal disposición impide el retroceso cuando el animal penetra haciendo uso del pie, como se ve en (1); algo parecido ocurre con los esquís (2), que permiten avanzar pero no retroceder (de SEILACHER, 1984). D. *Yoldia* y *Divaricella* serían un ejemplo del mecanismo usado para penetrar en el sedimento; en este caso, balanco y apertura de las valvas (de SEILACHER, 1984). E. *Recliners*. Aumento de tamaño y engrosamiento de la valva inferior permiten la estabilización en *Arctostrea*, que se mantiene a flote en fondo blando ampliando la superficie mediante la forma de herradura; *Lopha* se mantiene a flote gracias a la ampliación de superficie obtenida al tomar forma de abanico; en ambas, las fuertes ornamentaciones crean superficie suficiente para mantenerlas fijas en el sedimento blando (escala, 1 cm.; de SEILACHER, 1984). F. *Mud stickers*. En *Konbostrea*, el animal habita sólo la parte más alta de la concha y se fija al fondo blando como un bastón (*stick*); en *Saccostrea*, una de las valvas crece en forma cónica estrecha y es la que se clava en el fondo; la otra actúa como un opérculo; ello recuerda a los rudistas (escala, 1 cm.; de SEILACHER, 1984).

tostrea; la forma flabeliforme, propia de *Lopha* (figura 4E). Los segundos son de forma delgada, lineal, penetrando en el fondo blando con las dos valvas, como *Kombostrea*, o introduciendo profundamente sólo una de ellas (*Saccostrea*); ver figura 4F. Ambos grupos de ejemplos proceden de Bivalvos secundariamente adaptados a fondos blandos y derivan de otros que fueron cementantes.

El conocido grupo extinto de los Rudistas, concretamente la familia Hippuritidae, ha sido clarificado desde el punto de vista funcional por SKELTON (1976). La valva opercular (izquierda) posee un sistema de canales radiales que acaban conectándose con poros que se abren al exterior en la parte superior de la valva, y es posible que por ellos circularan corrientes de agua. Parece haber evidencias de que las paredes de los canales radiales estarían cubiertas por el manto ciliado, que originaría corrientes de manera que el agua se dirigiría, en sentido radial, hacia las aberturas marginales del canal, que se abren alrededor de toda la comisura, lo cual sería el probable mecanismo de conducción de las partículas alimentarias.

Gastropoda. Ya se dijo al principio que la información funcional que han proporcionado las conchas de los gasterópodos hasta ahora era muy inferior a la que exhiben las de los bivalvos, pero ya comienzan a haber estudios al respecto. LINSLEY (1977) destacaba aspectos puramente mecánicos en cuanto al modo de vida del animal y la posición de la concha sobre el mismo (figura 5A). Si la concha es transportada encima del cuerpo, el centro de gravedad del conjunto (concha+animal) se dispone sobre la línea media de la masa cefalo-

pedal; por detorsión e inclinación se logra hacer descender el centro de gravedad lo más posible; ello comporta una modificación abertural, de manera que el plano de la abertura es tangente a la vuelta ocupada por el animal, lo cual redundará en su protección (ante el peligro, el organismo se cubre literalmente con un casco, que es la concha, sobre la masa cefalopedal; figura 5B). Si no se cumple esta modificación de la abertura, el gasterópodo posee un plano abertural que contiene el eje de enrollamiento; entonces, el caracol no mantiene su concha en posición dorsal normal y permite que aquélla descanse sobre el sustrato; por tal motivo, es raro que tengan algún tipo de locomoción.

SIGNOR (1982) señalaba que los gasterópodos de concha turríteliforme actuales poseen los siguientes modos de vida: epibionte móvil, sedentario (tanto epibionte como endobionte) y penetrador activo. Lo que busca entonces es hallar correlaciones entre esos modos de vida y las características de las conchas, siempre que estas sean mayores de 1 cm. de largo. Por ejemplo, los pliegues columelares parece, aunque no es seguro, que aumentan el área de inserción del músculo columelar; para las formas turríteliformes no parece ser así, ya que en ellas tal músculo no se origina sobre dichos pliegues. Parece que la función de los mismos es impedir el desplazamiento del músculo columelar a lo largo del eje de la concha cuando aquél se contrae fuertemente; dicho músculo aporta fuerza de penetración. Por tanto, las conchas turríteliformes de animales penetradores es probable que refuercen el músculo columelar con pliegues, cosa que no tiene por qué ocurrir en sedentarios o en epibiontes en general.

El mismo autor afirma que la sección aplanada

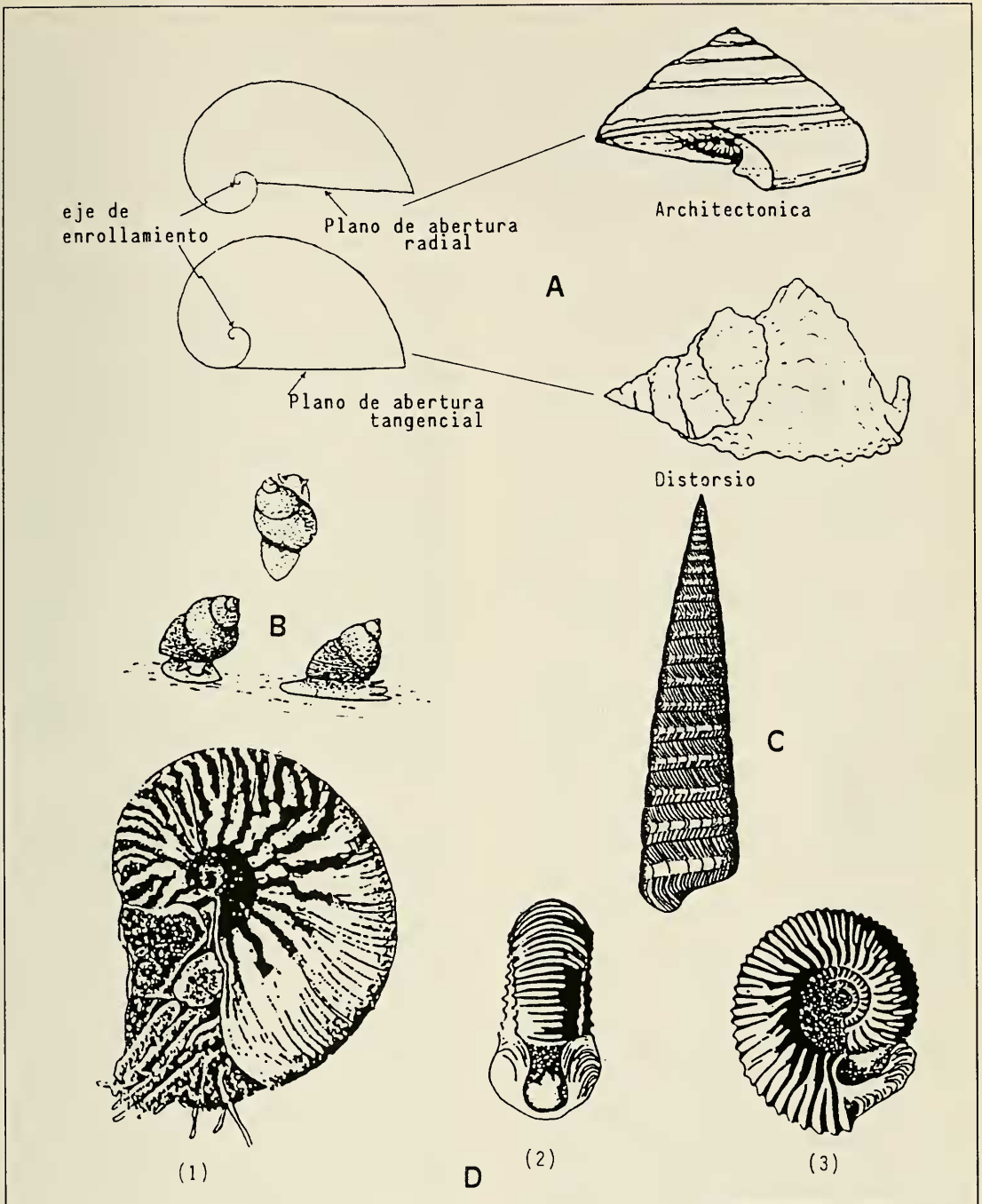


Fig. 5. A. Las "leyes" de la forma de la concha de los gasterópodos; la ley de la abertura radial, en que el plano de la abertura de la concha contiene, prácticamente, el eje de enrollamiento y hace que el animal no viva con el plano de la abertura paralelo al sustrato y conlleva el sedentarismo; el ejemplo es *Architectonica*; en ningún caso soportan la concha encima de la masa cefalopedal; la ley de la abertura tangencial asegura el paralelismo del plano de la abertura con el sustrato; entonces, la concha se puede afianzar bien sobre el cuerpo y el animal puede moverse; *Distorsio* representaría la excepción, ya que *distorsiona* el enrollamiento de modo que la concha acaba descansando sobre el sustrato y, por ello, el animal deviene sedentario, como los de abertura radial (de LINSLEY,

1977). B. *Onychochilus* (gasterópodo paleozoico), que se podría interpretar, por su aspecto hiperstrófico, como un animal cuyo plano de abertura tangencial haría disponer la masa de la concha sobre la cabeza (de LINSLEY, 1977). C. *Ptychocaulus verneuili*, del Devónico inferior, posee vueltas aplanadas y carece de ornamentación; ello hace pensar en un modo de vida endobionte; si se tiene en cuenta que su columela tiene un reborde que recordaría los pliegues columelares de los penetradores turríteliformes modernos (ver texto), sería un dato más a favor de tal interpretación (de SIGNOR, 1982). D. (1) Patrón de color en *Nautilus* (orientación de vida), que se ha mostrado útil en el camuflaje; (2) y (3), el ammonites *Normannites* en orientación de vida, como *Nautilus*, mostrando el juego de luz y sombras que tendría en zona fótica, gracias a su ornamentación, y que serviría para camuflarlo (de COWEN *et. al.*, 1973).

de las vueltas es muy apta para la penetración activa en sustrato blando; en el caso de conchas con igual volumen, las de sección aplanada tendrán un área menor de contacto con el sustrato y, de este modo, minimizarán la energía que hay que emplear para vencer el rozamiento. En cambio, los gasterópodos epibiontes y sedentarios no necesitarán estar sujetos a una morfología de este tipo, sino que podrán exhibir vueltas de perfil redondeado. Por el mismo principio, las conchas con espinas o tubérculos prominentes no son aptas para una penetración rápida en sustrato blando (figura 5C).

SAVAZZI (1989) reexamina la relación entre mecanismo de penetración en sustrato blando y ornamentación en los gasterópodos. De diversas especies procedentes de distintas localidades geográficas —desde los mares italianos hasta las Filipinas—, observa que la penetración consiste en una secuencia de tres episodios con carácter repetitivo; el primero consiste en excavar el sustrato con el pie; el segundo, en arrastrar la concha hacia delante y hacia atrás, mientras que el tercero consiste en balancear la concha alrededor de su eje longitudinal. El caso de los gasterópodos, como el de los bivalvos, representaría un proceso de penetración discontinuo, implicando un anclaje en cada avance, que impide el retroceso del animal y pueda efectuar un nuevo movimiento de penetración, lo cual conlleva un tipo de escultura asimétrica, como muestra la figura 4C(1) para los patrones divaricados de los bivalvos; la asimetría impide el retroceso y, al mismo tiempo, hace que la fricción en la dirección de avance sea mínima. Savazzi cita, además, otros requisitos formulados por Seilacher, en un trabajo anterior, al respecto; entre otros, que tal ornamentación sea lo más lisa posible en la sección más ancha de la concha, para minimizar al máximo la superficie y el rozamiento.

La reunión de todos estos requisitos produce las

típicas conchas con escultura con aspecto de tejado en conjunto —ver lo dicho anteriormente para muchas esculturas divaricadas en bivalvos—, con la parte más prominente opuesta a la dirección de penetración; ahora bien, algunos gasterópodos endobiontes, como los Naticidae, se envuelven con el manto para penetrar los sedimentos; por tal motivo, la escultura no es relevante y, en este caso, no existe; hay otras excepciones en que la concha no es usada en la penetración. Sin embargo, el grupo de los gasterópodos presenta menor frecuencia de esculturas de penetración a causa de la diversidad de sus hábitos vitales; ahora bien, para SAVAZZI (1989), ello no estaría relacionado con constricciones filogenéticas, ya que cuando se desarrolla tal tipo de ornamentación posee la misma especialización y diversificación que en otros tipos de invertebrados.

Cephalopoda. La concha de los cefalópodos, al revés de la de los bivalvos y la de los gasterópodos, no permite un intercambio libre de materia, sino que éste se ha de producir a través del sifúnculo. Lo que entra son gases y agua; este es el modo de operación de esta estructura y, si ello es así, éste la hace muy apta como mecanismo de flotación. En esta dirección han ido numerosos estudios, como por ejemplo, el de RAUP (1973), SAUNDERS & SHAPIRO (1986) y SWAN & SAUNDERS (1987). Para estos dos últimos autores, la capacidad para flotar, la estabilidad y la orientación de un cefalópodo con concha en el agua se puede predecir en función de los siguientes términos: la geometría de la concha, la longitud de la cámara de habitación y la densidad de los tejidos, de la concha y del agua. En este sentido, *Nautilus* ha sido muy apreciado, ya que permite verificar las hipótesis deducidas desde un punto de vista teórico. Los cálculos y las simulaciones se pueden efectuar por medio de diversas técnicas de microordenador. En *Nautilus*

hay una distancia importante entre el centro de gravedad y el de flotación, lo que confiere una elevada estabilidad a la concha; sin embargo, esto es también una desventaja, ya que limita considerablemente su agilidad y flexibilidad de maniobra, lo cual es causa de que no pueda girar el contorno de la abertura más que unos pocos grados ni que tampoco pueda yacer sobre uno de sus flancos. Ahora bien, las fluctuaciones en la longitud de la cámara de habitación no influyen ni en la orientación ni en la estabilidad.

Por último, la coloración de *Nautilus* se ha considerado como un buen camuflaje; al tratarse de un patrón divaricado (figura 5D(1)), aunque exista variabilidad, se ha de considerar como un producto fabricacional con variantes fenotípicas no hereditarias; por tanto, estamos en un nuevo caso de estructura con efecto, pero no con función; es decir, se trata de una exaptación que facilita el camuflaje. Para COWEN *et al.* (1973), esta característica podría indicar algo acerca de la naturaleza adaptativa de la ornamentación en los ammonites; es decir, la repetición de tipos semejantes de costulación en diferentes linajes podría tener que ver con su uso adaptativo; plantean también que tal propuesta habría de tomarse con precaución (por ejemplo ¿son muy variables o poco variables tales patrones?). Lo primero que afirman es que la costulación corta las líneas de crecimiento, como los patrones de coloración; según los mismos autores, este rasgo implicaría algo más que defensa contra la abrasión o la depredación a causa del refuerzo de la pared de la concha que ello significaría; en realidad, la costulación de las conchas daría lugar a un juego de luces y sombras si el animal habitara en la zona fótica (figuras 5D(2) y 5D(3)); tal juego paralelizaría el patrón de color que observamos en *Nautilus* y, por tanto, obraría como camuflaje. Desde un punto de vista taxonómico, éste sería un ejemplo de carácter no utilizable en sistemática; diferenciar especies de ammonites en una asociación de formas próximas por diferencias en el patrón de costulación sería un grave error. Sólo en casos como los que constatan CHECA & WESTERMANN (1989) —los ammonites planulados—, existen conchas cuyas costillas tienen la misma dirección que las líneas de crecimiento, lo cual ya nada tiene que ver con el patrón divaricado; las ventajas que proporcionarían a sus poseedores estarían relacionadas tanto con el camu-

flaje como con la protección del peristoma en las formas jóvenes, ya que al coincidir las costillas con las líneas de crecimiento, lo reforzaría. Este tipo de patrones sí que originaría variantes hereditarias susceptibles de selección y, por tanto, de refinarse como adaptaciones. En este último caso, al ser una estructura adaptativa y, por tanto, variable ante distintas presiones de selección, tampoco constituiría un carácter taxonómico válido.

CONCLUSION

La concha de los moluscos es una estructura muy importante de los mismos y, en muchos aspectos, desconocida, sobre todo, en lo que se refiere a su morfogénesis. Esta entraña claves importantes para el uso de la concha en Taxonomía, así como también para la interpretación funcional de la misma. En cuanto a la utilización de determinados rasgos de las conchas como caracteres taxonómicos, hay que tener presente su origen; he insistido sobre algo tan frecuente como los patrones divaricados por su aspecto llamativo y su apariencia tan dispar; hacer separaciones, en un conjunto general de formas, por el aspecto distinto de su divaricación puede constituir un grave error. Hay que saber reconocer si una costulación tiene o no tal origen. Los ruidos de fabricación de todo tipo durante la morfogénesis de las conchas hay que eliminarlos como posibles caracteres taxonómicos (ver más abajo).

Las conchas presentan, a su vez, multitud de aspectos relacionados con la aptación en general. A lo largo del trabajo he mostrado que existen adaptaciones y exaptaciones; hay caracteres aptativos en que los cambios en su base genética se traducen en variación fenotípica; sobre esta variabilidad fenotípica hereditaria actúa la selección natural y conduce al predominio de la variante más ajustada a cada situación ambiental, que de esta manera es transmitida a la descendencia. Esto resulta, pues, en adaptación, como es el caso de la costulación con marginal en los ammonites. En otros casos, no hay fundamento hereditario de las variaciones de los rasgos fenotípicos aptativos; existe una herencia general del patrón, pero sus variaciones son debidas a pequeños cambios de las condiciones iniciales de su expresión, de tipo epigenético. Entonces, a diferencia de las adapta-

ciones, tales rasgos no cumplen una función sino que producen un efecto beneficioso en su portador, que sin embargo no tiene un gen específico para transmitir dicho carácter a su descendencia. Es el caso de la costulación divaricada de muchos bivalvos (penetración en sustrato blando) o los patrones de color divaricados al descubierto (camuflaje), en bivalvos o *Nautilus*. Ello comporta, pues, exaptación.

Saber reconocer si las variaciones en las estructuras de las conchas son o no el resultado de cambios en el sustrato genético es algo realmente importante para el malacólogo. También es importante considerar qué estructuras son altamente variables y cuales no lo son apenas; en este último caso hay dos alternativas: a) que se pueda reconocer que la ausencia de variabilidad sea producida por procesos de pura inevitabilidad física (ruidos de fabricación) o b) que sea una opción morfológica no inevitable; esto último significaría que la estructura en cuestión es algo ligado a la historia del grupo, en el nivel taxonómico correspondiente, y con valor sistemático si se usa en dicho sentido, al contrario de aquellos aspectos definidos en a), que a consecuencia de su inevitabilidad física pueden aparecer en taxones filogenéticamente muy distantes.

Las estructuras altamente variables pueden relacionarse o no con la aptación en general; cuando tal relación existe, la variabilidad tiende a reducirse; en caso contrario, no. Tal es el caso de las adaptaciones y exaptaciones consideradas anteriormente. Pero a lo largo del trabajo se han registrado dos tipos distintos de adaptación: la de selección de caracteres hereditarios con mayor ajuste a su función y la típica norma de reacción de muchos organismos (las ostras que se adhieren al sustrato por cementación y "copian" su textura sobre la superficie de la valva cementada, entre otros ejemplos), lo cual, al contrario, da origen a una enorme variabilidad, ya que cada organismo se ajusta a las condiciones particulares en que vive, que son únicas para él. Hay una permisividad genética, esta vez seleccionada, para que ello sea así.

Una mayor consideración hacia estos principios puede abrir nuevas perspectivas en la investigación malacológica, y los mismos principios son aplicables a los tejidos vivos. En consecuencia, si el aporte de nuevas ideas y no la mera acumulación de hechos es lo que puede hacer avanzar cualquier

ciencia, los puntos de vista de la morfología construccional constituyen uno de los carriles de avance para el estudio de los moluscos vivos y fósiles.

AGRADECIMIENTOS

El presente artículo tiene por esqueleto la conferencia de clausura que pronuncié en el VIII Congreso Español de Malacología, al cual fui amablemente invitado por el Profesor Celso Rodríguez Babío, presidente del mismo, a quién agradezco sinceramente la confianza que depositó en mí para tal encargo. Sin embargo, para el desarrollo del trabajo me fue de gran utilidad mi estancia en el *Department of Geology and Geophysics* de la Universidad de Yale, en los Estados Unidos, de Octubre a Diciembre de 1990, trabajando junto al Profesor Adolph Seilacher en problemas morfológicos, concretamente patrones de ornamentación en Cerithiacea. Esta experiencia, juntamente con mi asistencia y participación en el seminario *Pattern formation in physical and biological systems*, dirigido a su vez por los Dres. Dolf Seilacher y Ed Bolton, me ha abierto muchas vías de comprensión a los fenómenos morfogenéticos. Deseo, pues, agradecer a mis dos colegas de Yale el fructífero intercambio de puntos de vista que sostuvimos durante aquellos meses. También desco agradecer las facilidades que tuve para acceder a las colecciones de invertebrados, tanto fósiles como actuales, del Peabody Museum de la Universidad de Yale. Mi estancia posterior en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada me ha permitido discutir muchos puntos que aquí presento con el Dr. Antonio Checa, al cual también doy las gracias. Por último, desco hacer constar que el tema de Cerithiacea va estrechamente ligado a las investigaciones que se realizan en la cuenca de Tremp-Graus, dentro del proyecto número 2934/83.C2 de la Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica.

BIBLIOGRAFIA

- ACKERLY, S.C. 1989. Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and molluscs. *Paleobiology*, 15(2): 147-164.

- ALEXANDER, R.M. 1990. *Animals*. Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp.
- ALBERCH, P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *Amer. Zool.*, 20: 653-667.
- ALBERCH, P. 1982. Developmental constraints in evolutionary processes. In: *Evolution and development*, ed. J.T. Bonner, *Dahlem Konferenzen*, pp. 313-332. Springer-Verlag, Berlin.
- BRITO, J.M., M. DE RENZI, F. BOSCH & J.J. ALONSO. 1988. Incorporación de elementos traza en conchas de *Melanopsis* durante el crecimiento: posibilidades de aplicación en Paleocología. *Estudios Geológicos*, 44: 461-472.
- CARTER, J.G. 1980. Guide to bivalve shell microstructures. In: *Skeletal growth of aquatic organisms*, eds. D.C. Rhoads & R.A. Lutz, pp. 645-673. Topics in Geobiology, Plenum Press, New York.
- CARTER, R.M. 1968. Functional studies on the Cretaceous oyster *Arctostrea*. *Palaeontology*, 11(3): 458-485.
- COWEN, R., R. GERTMAN & G. WIGGETT. 1973. Camouflage patterns in *Nautilus*, and their implications for cephalopod paleobiology. *Lethaia*, 6: 201-217.
- CRENSHAW, M.A. 1980. Mechanisms of shell formation and dissolution. In: *Skeletal growth of aquatic organisms*, eds. D.C. Rhoads & R.A. Lutz, pp. 115-132. Topics in Geobiology, Plenum Press, New York.
- CHECA, A. 1991. Sectorial expansion and shell morphogenesis in molluscs. *Lethaia*, 24: 97-114.
- CHECA, A. & WESTERMANN, G.E.G. 1989. Segmental growth in planulate ammonites: inferences on costal function. *Lethaia*, 22(1): 95-100.
- DE RENZI, M. 1981. La fisiologia de la cristal.lització biològica. In: *Components dels sediments carbonatats. Part II. Components esquelètics* (no figura editor), pp. 5-12. *Seminaris d'estudis universitaris*, 6. Institució Catalana d'Història Natural, Barcelona.
- DE RENZI, M. 1982. La forma orgànica: un pretext per establir contacte amb alguns problemes de fons de la Biologia. In: *Estudios dedicados a Juan Peset Alexandre, tomo III*, ed. M. Peset, pp. 351-388. Universidad de Valencia.
- DE RENZI, M. 1986. Algunas claves para la comprensión del proceso evolutivo: una reflexión. In: *La sociedad naturalizada. Genética y conducta*, compils. J. Sanmartín, V. Simón & M.L. García-Merita, pp. 51-85. Ed. Tirant Lo Blanc, Valencia.
- DE RENZI, M. 1986a. Relaciones entre sistemática y ciencia de la forma. *Paleontología i evolució*, 20: 135-149.
- DE RENZI, M. 1988. Shell coiling in some larger foraminifera: general comments and problems. *Paleobiology*, 14(4): 387-400.
- DE RENZI, M. 1989. Sobre adaptación y morfogénesis: sus consecuencias micro y macroevolutivas. In: *Paleontología. Nuevas tendencias*, coord. E. Aguirre, pp. 61-81. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- EDELMAN, G.M. 1988. *Topobiology. An introduction to molecular embryology*. Basic Books, Inc., Publishers, New York, 240 pp.
- ERMENROUT, B., J. CAMPBELL & G. OSTER. 1986. A model for shell patterns based in neural activity. *The Veliger*, 28(4): 369-388.
- GARCÍA-RUIZ, J.M., A. CHECA & P. RIVAS. 1990. On the origin of the ammonite sutures. *Paleobiology*, 16(3): 349-354.
- GILI, C. 1991. *Els Nassariidae (Gastropoda, Prosobranchia) del Pliocè de la Mediterrània occidental*. Tesis doctoral no publicada, Universitat de Barcelona, 563 pp.
- GOULD, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.*, 41: 587-640.
- GOULD, S.J. 1970. Evolutionary paleontology and the science of form. *Earth-Sci. Rev.*, 6: 77-119.
- GOULD, S.J. 1984. Morphological channeling by structural constraint: convergence in styles of dwarfing and gigantism in *Cerion*, with a description of two new fossil species and a report on the discovery of the largest *Cerion*. *Paleobiology*, 10(2): 172-194.
- GOULD, S.J. & VRBA, E.S. 1982. Exaptation—a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 8(1): 4-15.
- HUXLEY, J. 1972. *Problems of relative growth*. 2ª edición, edición no abreviada de la obra original de 1932, con una nueva introducción del autor. Dover Publications, Inc., New York, 312 pp.
- KRIMBAS, C.B. 1984. On adaptation, neodarwinian tautology, and population fitness. In: *Evolutionary Biology*, 17, eds. M.K. Hecht, B. Wallace & G.T. Prance, pp. 1-57. Plenum Press, New York.
- KULLMANN, J. & SCHEUCH, J. 1970. Wachstumsänderungen in der Ontogenese paläozoischer Ammonoiten. *Lethaia*, 3(4): 397-412.
- KULLMANN, J. & SCHEUCH, J. 1972. Absolutes und relatives Wachstum bei Ammonoiten. *Lethaia*, 5: 129-146.
- LINSLEY, R.M. 1977. Some "laws" of gastropod shell form. *Paleobiology*, 3(2): 196-206.
- MARTINELL, J. 1989. Interacción organismos/substrato duro: la bioerosión y sus implicaciones. In: *Paleontología. Nuevas tendencias*, coord. E. Aguirre, pp. 205-222. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- MEINHARDT, H. 1984. Models for positional signalling, the threefold subdivisions of segments and the pigmentation pattern of molluscs. *J. Embryol. exp. Morph.*, 83, Supplement: 289-311.
- MEINHARDT, H. & KLINGLER, M. 1987. A model for pattern formation on the shells of molluscs. *J. theor. Biol.*, 126: 63-89.
- OKAMOTO, T. 1988. Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry. *Palaeontology*, 31(1): 35-52.
- OSTER, G. & ALBERCH, P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs. *Evolution*, 36(3): 444-459.
- POJETA, J., Jr., B. RUNNEGAR, J.S. PHEL & M. GORDON, Jr. 1987. Phylum Mollusca. In: *Fossil Invertebrates*, ed R.S. Boardman, A.H. Cheetham & A.J. Rowell, pp. 270-435. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- RANSOM, R. 1981. *Computers and embryos. Models in developmental biology*. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, 212 pp.
- RAUP, D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, 40(5): 1178-1190.
- RAUP, D.M. 1967. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids. *Journal of Paleontology*, 41(1): 43-65.
- RAUP, D.M. 1972. Approaches to morphologic analysis. In: *Models in Paleobiology*, ed. T.J.M. Schopf, pp. 28-44. Freeman, Cooper & Company, San Francisco.
- RAUP, D.M. 1973. Depth inferences from vertically imbedded cephalopods. *Lethaia*, 6: 217-226.
- SAMBOL, M. & FINKS, R.M. 1977. Natural selection in a Cretaceous oyster. *Paleobiology*, 3(1): 1-16.
- SAUNDERS, W.B. & SHAPIRO, E.A. 1986. Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics. *Paleobiology*, 12(1): 64-79.
- SAVAZZI, E. 1989. Burrowing mechanisms and sculptures in

- Recent gastropods. *Lethaia*, 22(1): 31-48.
- SAVAZZI, E. 1990. Biological aspects of theoretical shell morphology. *Lethaia*, 23(2): 195-212.
- SEILACHER, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, 3(4): 393-396.
- SEILACHER, A. 1972. Divaricate patterns in pelecypod shells (Konstruktions-Morphologie Nr. 8). *Lethaia*, 5(3): 325-346.
- SEILACHER, A. 1984. Constructional morphology of bivalves: evolutionary pathways in primary versus secondary soft bottom dwellers. *Palaeontology*, 27(2): 207-237.
- SEILACHER, A. 1988. Why are nautiloid and ammonite sutures so different? *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 177(1): 41-69.
- SEILACHER, A. (in litt.). Self-organizing morphogenetic mechanisms as processors of evolution. En prensa en *Revista Española de Paleontología* (nº extro. V Jornadas de Paleontología).
- SIGNOR, P.W., III. 1982. Resolution of life habits using multiple morphologic criteria: shell form and life-mode in turritelliform gastropods. *Paleobiology*, 8(4): 378-388.
- SKELTON, P.W. 1976. Functional morphology of the Hippuritidae. *Lethaia*, 9: 83-100.
- STANLEY, S.M. 1975. Why clams have the shape they have: an experimental analysis of burrowing. *Paleobiology*, 1(1): 48-58.
- STANLEY, S.M. 1988. Adaptive morphology of the shell in bivalves and gastropods. In: *The Mollusca. Volume 11. Form and function*, eds. E.R. Trueman & M.R. Clarke, pp. 105-141. Academic Press, Inc., Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, New York.
- STOKER, J.J. 1989. *Differential geometry*. Wiley Classics Edition, Wiley-Interscience, John Wiley & Sons, Inc., New York, 404 pp.
- SWAN, A.R.H. & SAUNDERS, W.B. 1987. Function and shape in late Paleozoic (mid-Carboniferous) ammonoids. *Paleobiology*, 13(3): 297-311.
- THOMPSON, D'A.W. 1942. *On growth and form*. Cambridge at the University Press, Great Britain, 2nd edition reprinted in 1972, 1116 pp.
- VERDONK, N.H., J.A.M. VAN DEN BIGGELAAR & A.S. TOMPA (eds.). 1983. *The Mollusca. Volume 3. Development*, Academic Press, Inc., Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, New York, 352 pp.
- WADDINGTON, C.H. 1957. *The strategy of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology*. George Allen & Unwin LTD, London, 260 pp.
- WATABE, N. 1988. Shell structure. In: *The Mollusca. Volume 11. Form and function*, eds. E.R. TRUEMAN & M.R. CLARKE, pp. 69-104. Academic Press, Inc., Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, New York.
- WOLPERT, L. 1982. Pattern formation and change. In: *Evolution and development*, ed. J.T. BONNER, *Dahlem Konferenzen*, pp. 169-188. Springer-Verlag, Berlin.